ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 90

12

ДЕКАБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2005

УДК 581.39 : 633.2.03 (47) (-16)

© В. И. Василевич, Е. А. Беляев

ТАВОЛГОВЫЕ ЛУГА СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

V. I. VASILEVICH, E. A. BELJAEV. MEADOWSWEET COMMUNITIES IN THE NORTH-WESTERN EUROPEAN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 16.05.2005

На территории Северо-Запада Европейской России широко распространены луга, в которых доминирует *Filipendula ulmaria*. В Центральной Европе эти луга относят к подсоюзу Filipendulenion, внутри которого выделены 11 ассоциаций по какому-то одному виду с высоким обилием. Во флоре Северо-Запада России часть этих видов отсутствует, а остальные не обильны в сообществах. На основании анализа 131 описания таволговых лугов выделено 5 флористически однородных групп описаний, которые различаются по встречаемости мезофитов, гигромезофитов и гигрофитов. Отсутствие видов, встречаемость которых в этих группах отличается очень сильно, позволяет рассматривать все таволговые луга в ранге одной ассоциации Filipenduletum с 2 субассоциациями: equisetosum pratensis и juncetosum filiformis.

Ключевые слова: растительность Северо-Запада, таволговые луга Европейской России, ассоциации, флористически однородные группы описаний, субассоциации.

Сообщества, в которых доминирует *Filipendula uimaria*,[1] очень широко распространены на Северо-Западе Европейской России. Они занимают обширные замкнутые понижения на водоразделах, ложбины на пологих склонах, низкие участки центральной и притеррасной поймы. *F. ulmaria* образует большие по площади фитоценозы, высота травостоя в которых достигает 150—180 см. Местообитания таволговых лугов весной и в начале лета покрыты водой, к середине июня почва подсыхает и начинается активный рост таволги. К концу июня формируется сомкнутый и высокий травостой, под пологом которого может существовать лишь небольшое число видов, но переменный режим увлажнения обеспечивает сосуществование на этих лугах мезофитов, гигромезофитов и гигрофитов.

Таволговые луга приурочены к богатым дерново-луговым аллювиальным, дерново-перегнойным и торфяно-подзолисто-глеевым почвам и имеют явно вторичный характер. Они возникли на месте вырубленных заболоченных лесов, но являются очень устойчивыми длительно производными сообществами. Под пологом таволги всходы деревьев и кустарников гибнут от недостатка света, и среди ее зарослей лишь изредка можно обнаружить подрост ив и березы. Эти луга обычно не выкашивают из-за низкого качества сена, а скот заходит только на их края.

Во флористической классификации лугов Центральной Европы таволговые луга относят к союзу Calthion, подсоюзу Filipendulenion. Этот подсоюз включает 11 ассоциаций, в каждой из которых доминирует *Filipendula ulmaria*. Индикаторные виды этого подсоюза: *Filipendula ulmaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salica-*

[1] Названия сосудистых растений приведены по С. К. Черепанову (1995).

ria, *Geranium palustre*, *Epilobium hirsutum*, *Chaerophyllum hirsutum*, *Valeriana officinalis* agg. (Rybniček et al., 1984). Ассоциации внутри этого подсоюза отличаются главным образом каким-то одним обильным видом, по которому и называют ассоциации. Таковы ассоциации Filipendulo—Geranietum palustris W. Koch 1926, Trollio altissimi—Filipenduletum Bal.-Tul. 1984, Ranunculo aconitifolii—Filipenduletum Bal.-Tul. 1979, Lysimachio vulgaris—Filipenduletum Bal.-Tul. 1978, Chaerophyllo hirsuti—Filipenduletum Niemann, Heinrich et Hilbig 1973, Cirsio heterophylli—Filipenduletum Neuh. et Neuh.-Nov. in Bal.-Tul. 1979, Filipendulo—Epilobietum hirsuti Sougnez 1957, Valeriano officinalis—Filipenduletum Sissingh 1946, Filipendulo—Caricetum buekii Hábernová 1978, Filipendulo—Menthetum longifoliae Zelinska 1989, Valeriano procurrens—Filipenduletum Sissingh 1949.

Классификация лугов *Filipendula ulmaria* в Европе очень сильно напоминает ту, которую создали бы отечественные геоботаники — сторонники эколого-фитоценотической классификации. Формация таволговых лугов была бы разделена на ряд ассоциаций по видам, имеющим значительное обилие. Некоторых из видов, давших название ассоциациям в Центральной Европе, во флоре Северо-Запада России нет, но и те, которые в ней присутствуют, обычно не бывают обильны в сообществах *F. ulmaria.*

Иногда сообщества с доминированием *F. ulmaria* рассматривают как Filipendula ulmaria—Gesellschaft. Немецкий термин Gesellschaft обычно переводят как «сообщество», но в немецкой фитосоциологической терминологии он соответствует не отдельному конкретному сообществу, а синтаксону неопределенного положения в классификационной системе и переводить его следует как «тип сообществ». Аналогично нужно переводить и английский термин «community». W. Ahlmer (1989) пишет, что в этом типе сообществ присутствуют характерные виды союза Filipendulenion Segal 1966: *Lythrum salicaria*, *Thalictrum flavum*, *Stachys palustris* и при доминировании *F. ulmaria* постоянны и обильны *Phalaroides arundinacea*, *Carex acutiformis*. Это иные виды, чем во всех ассоциациях данного подсоюза или союза. В описаниях, содержащихся в работе R. Jahn (1989), постоянны и обильны *Hypericum maculatum*, *Urtica dioica*, *Scutellaria galericulata*, *Scirpus sylvaticus*. Иногда под типом сообществ Filipendula ulmaria понимают бедную видами сукцессионную стадию (Reif et al., 1989).

В отечественной геоботанической литературе таволговым лугам не повезло. На них редко обращали внимание. Они относятся к той категории лугов, которую А. П. Шенников (1938) называл листвягами, используя для этого народное название лугов, в травостое которых преобладает широколиственное разнотравье, где злаки и осоки играют подчиненную роль. В большом числе работ по лугам разных районов Европейской России об этих лугах даже не упоминается. Наиболее детальную их характеристику можно найти в монографии Е. П. Матвеевой (1967). На территории Прибалтики и Ленинградской обл. она выделила 12 ассоциаций, в которых к таволге примешиваются со значительным обилием *Deschampsia cespitosa*, *Carex cespitosa*, *C. flava*, *C. acuta*, *C. vesicaria*, *C. nigra*, *C. panicea*, *Juncus filiformis*, *Cirsium palustre*, *Sanguisorba officinalis*. С постоянством свыше 50 % встречаются *Anthoxanthum odoratum*, *Deschampsia cespitosa*, *Poa pratensis*, *Carex nigra*, *Galium uliginosum*, *Myosotis palustris*, *Potentilla erecta*, *Ranunculus acris*, *Rumex acetosa*. Их очень кратко характеризует М. Л. Раменская (1958) в Карелии. В. Ф. Юдина (1999) на о-ве Кижи описала таволгово-разнотравный луг, в котором доминируют кроме *F. ulmaria*, *Trollius europaeus* и *Geum rivale*. В таволговых лугах Присухонской низины бывают обильны *Phalaroides arundinacea*, *Alopecurus pratensis*, *Deschampsia cespitosa*, *Carex cespitosa*, *C. vulpina* (Ляпкина, 1964). В поймах прито-

ков р. Оки эти луга отличаются обилием *Deschampsia cespitosa*, *Alopecurus pratensis* и *Festuca pratensis* (Вдовюк и др., 1980). На Урале (Игошина, 1930) в таволговых лугах обильны *Aconitum excelsum*, *Urtica dioica*, *Archangelica officinalis*, *Calamagrostis langsdorfii*.

Флористическая классификация также мало затронула таволговые луга на территории Восточной Европы. Ассоциация Filipenduletum ulmariae Shvergunova et al. 1984 охватывает очень широкий круг сообществ. В ней доминируют *F. ulmaria* (редко), *Deschampsia cespitosa*, *Phleum pratense*, *Carex nigra*, *Ranunculus repens*, *Agrostis stolonifera* (Луга Нечерноземья, 1984). По европейской флористической классификации такие сообщества относятся к разным классам. А. Д. Булохов (1986) выделил в этой ассоциации субасс. polygonetosum bistorti, в которой доминирует *Polygonum bistorta*, а *F. ulmaria* не упоминается среди диагностических видов. В другой работе он (Булохов, 1990) привел асс. Lysimachio vulgaris—Filipenduletum с субасс. caricetosum cespitosae, где дифференциальные виды подсоюза Filipendulenion не постоянны, а *Carex cespitosa* постоянна и обильна. Его новая асс. Anthoxantho—Filipenduletum Bulohov, 1990 характеризуется равным обилием *Anthoxanthum odoratum* и *F. ulmaria*, а в группу диагностических видов входят, кроме них, *Geum rivale*, *Coronaria flos-cuculi*, *Galium uliginosum*. В субасс. typicum преобладает *Anthoxanthum odoratum*, а в субасс. caricetosum flavae — самые обильные виды *Briza media* и *Deschampsia cespitosa*. Эта ассоциация не может входить в подсоюз Filipendulenion, как он понимается в Центральной Европе. I. М. Сцепановіч (2000) объединил все сообщества, в которых доминирует *F. ulmaria*, в одну ассоциацию и привел для нее большое число дифференциальных видов, часть из которых представляет влажные луга, а другая — чисто мезофильные (настоящие) луга. В Верхнем Поволжье Е. В. Чемерис (2004) нашла 4 сообщества, в которых обилен *Epilobium hirsutum* и которые несомненно принадлежат к асс. Filipendulo—Epilobietum hirsuti.

Из сравнения таволговых лугов Центральной и Восточной Европы совершенно ясно, что эти ассоциации не полностью аналогичны. Хотя *Valeriana officinalis*, *Cirsium heterophyllum*, *Lysimachia vulgaris* и *Geranium palustre* — обычные растения влажных и сырых лугов Европейской России, они не обильны в сообществах с доминированием *F. ulmaria*. В то же время в них нередко бывают обильны или луговые мезофиты, или виды сырых, но значительно более бедных лугов. Видимо, это можно объяснить более высокой кислотностью почв таволговых лугов на Восточно-Европейской равнине. По данным E. Balátova-Tuláčkova (1979), pH почвы асс. Filipendulo—Epilobietum hirsuti в Чехии составляет 6.3, но в наиболее влажной асс. Chaerophylli hirsuti—Filipenduletum — только около 5.0.

В обзорной работе по растительности сырых лугов и болот Чехии (Rybníček et al., 1984) приведено 8 ассоциаций с господством *F. ulmaria*. Для них даны группы индикаторных видов (табл. 1). В первой колонке таблицы приведены индикаторные виды подсоюза Filipendulenion, к которому относятся все эти ассоциации. Объединяет их, прежде всего, доминирование *F. ulmaria*, остальные индикаторные виды подсоюза входят лишь в небольшое число этих ассоциаций. Имеются также виды, которые входят в индикаторную группу лишь какой-то одной ассоциации. Это само по себе неплохо, 2—3 вида могут отразить флористическую особенность ассоциации и свидетельствовать о какой-то специфике местообитания. Но далеко не всегда эти специфичные для ассоциации виды имеют какие-либо экологические особенности. Так, например, такими видами в асс. Cirsio heterophylli—Filipenduletum являются *Cirsium heterophyllum*, *Vicia cracca*, *Agrostis stolonifera*. Первый из них — весьма умеренный гигромезофит, имеющий свой фитоценотический опти-

ТАБЛИЦА 1

Диагностические комбинации видов таволговых лугов подсоюза Filipendulenion (по: Rybniček et al., 1984)

	Подсоюз в целом	Filipendulo—Epilobietum hirsuti	Filipendulo—Geranietum palustris	Lysimachio vulgaris—Filipenduletum	Chaerophyllo hirsuti—Filipenduletum	Cirsio heterophylli—Filipenduletum	Valeriano officinalis—Filipenduletum	Trollio altissimi—Filipenduletum	Filipendulo—Caricetum buekii
Filipendula ulmaria	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
Lysimachia vulgaris	x			xx				x	x
Geranium palustre	x		x						
Epilobium hirsutum	x	xx							
Chaerophyllum hirsutum	x				xx	xx	x		
Valeriana officinalis	x						xx		
Lythrum salicaria	x		x						
Caltha palustris		x	x	x	x	xx	x	x	x
Alopecurus pratensis		x	x	x	x	x	x		
Scirpus sylvaticus		x	x	x	x			x	
Angelica sylvestris			x		x		x	x	x
Cirsium oleraceum			x	x					x
Myosotis palustris			x		x		x		
Sanguisorba officinalis			x				x		
Equisetum palustre			x						x
Ranunculus auricomus			x	x					
Poa trivialis			x	x			x		
Lathyrus pratensis			x	x	x			x	
Rumex acetosa			x				x		
Lysimachia nummularia			x						x
Polygonum bistorta			x	x					
Crepis paludosa				x	x				
Galium uliginosum				x	x	x			
Cirsium palustre				x			x		
Epilobium obscurum		x							
Urtica dioica		x							
Cirsium rivulare			x						
Lotus uliginosus			x						
Festuca rubra			x						
Primula elatior			x						
Carex acutiformis			x						
Juncus effusus					x				
Cirsium heterophyllum						xx			
Vicia cracca						x			
Agrostis stolonifera						x			
Baldellia arundinacea							x		
Ranunculus repens							x		
Trollius altissimus								xx	
Poa pratensis								x	
Carex buekii									x
Ranunculus acris									x
Mentha longifolia									x
Galium aparine									x

Примечание. Знак xx означает высокое обилие вида.

мум на умеренно влажных лугах, а *Vicia cracca* — типичный мезофит, характерный вид класса Molinio—Arrhenatheretea. Напротив, *Agrostis stolonifera* — вид сырых местообитаний, пионер заселения субстратов, лишенных сомкнутого растительного покрова. Нельзя сказать, что эта группа видов свидетельсвует о каком-то экологическом своеобразии асс. Cirsio heterophylli—Filipenduletum. Самая распространенная асс. Filipendulo—Geranietum palustris имеет и самую большую группу индикаторных видов. Из них специфичны для ассоциации 6 видов. И точно так же они сильно отличаются друг от друга по своей экологии. Эта группа включает мезофиты (*Festuca rubra*, *Primula elatior*) и гигрофиты (*Carex acutiformis*). Асс. Lysimachio vulgaris— Filipenduletum не имеет ни одного специфичного вида. Подобную ситуацию можно наблюдать и в других союзах и классах растительности. Это свидетельствует не о недостатках методики, а, по нашему мнению, о весьма ограниченных возможностях деления совокупности описаний по флористическому составу так, чтобы получить четко отличающиеся по экологии группы описаний (синтаксоны).

Те ассоциации таволговых лугов, которые имеют широкий географический ареал и встречаются часто, проявляют весьма значительное варьирование флористического состава. Для асс. Filipendulo—Geranietum palustre характерно высокое обилие *F. ulmaria* и *Geranium palustre*. C. Fischer (1999) приводит для Франконского Альба в Баварии следующие постоянные виды: *Carex acutiformis*, *Polygonum bistorta*, *Lysimachia vulgaris*, *Caltha palustris*. В заповеднике Шумава, в Чехии, постоянны в этой ассоциации *Scirpus sylvaticus*, *Angelica sylvestris*, *Galium uliginosum* (Balátová-Tuláčková, 1983), а в горах Брды — *Caltha palustris*, *Scirpus sylvaticus*, *Ranunculus auricomus* (Balátová-Tuláčková, 1991). Субассоциации в этой ассоциации обычно не выделяют, но Balátová-Tuláčková (1972) по материалам из Чехии выделяет 3 субассоциации: typicum, arrhenatheretosum elatius и caricetosum appropinquatae. Дифференциальными видами субасс. arrhenatheretosum служат обычные луговые мезофиты: *Arrhenatherum elatius*, *Galium mollugo*, *Dactylis glomerata*, *Trisetum flavescens*, *Leucanthemum vulgare*, *Vicia sepium*, *Campanula patula*. В субасс. caricetosum appropinquatae доминирует *Carex appropinquata*. Экологические различия между этими субассоциациями очень значительны.

В асс. Lysimachio vulgaris—Filipenduletum с северо-востока Австрии постоянны *Angelica sylvestris*, *Galium mollugo*, *Phragmites australis* (Balátová-Tuláčková, 1979). Из этого же района как постоянные виды ассоциации приведены *Scirpus sylvaticus*, *Angelica sylvestris*, *Juncus effusus* (Balátová-Tuláčková, Hübl, 1985a), а в северо-восточных Альпах постоянны *Lythrum salicaria*, *Crepis paludosa*, *Cirsium oleraceum*, *Angelica sylvestris*, *Galium mollugo* (Balátová-Tuláčková, Hübl, 1985b). В Новоградских горах, в южной Чехии, постоянны *Scirpus sylvaticus*, *Cirsium palustre*, *Galium uliginosum*, *Angelica sylvestris*, *Ranunculus auricomus*, *Poa trivialis*, *Galium palustre*, *Carex rostrata* (Balátová-Tuláčková, 1985), а в Чешском лесу — *Caltha palustris*, *Scirpus sylvaticus*, *Galium uliginosum*, *Angelica sylvestris*, *Ranunculus auricomus*, *Lathyrus pratensis* (Balátová-Tuláčková, 1983). В этой ассоциации из Верхнего Поволжья (Чемерис, 2004) *Lysimachia vulgaris* встречается лишь с очень низким обилием, а в одном из ее вариантов обильна *Valeriana officinalis*. Полного соответствия этой ассоциации той, что выделена и описана в Центральной Европе, нет.

Из этого краткого обзора видно, что флористический состав этих ассоциаций сильно варьирует. Отчасти это объясняется тем, что авторы имели в своем распоряжении небольшие выборки описаний, что делает условной границу между постоянными видами и видами редкими. Основу сообществ этих ассоциаций составляют виды влажных лугов (союза Calthion), но в ряде случаев существенную роль играют луговые мезофиты или виды низинных болот.

Мы имели в своем распоряжении 131 описание таволговых лугов, которые были выполнены в основном на территории Ленинградской, Новгородской, Псковской областей. В отличие от того, с чем работали геоботаники Центральной Европы, наши описания относятся в основном к материковым низинным лугам, а не к пойменным, так как поймы на Северо-Западе развиты очень слабо. Наша задача состояла в том, чтобы выяснить, насколько однородны эти луга в отношении их флористического состава и условий местообитания, можно ли их поделить на какие-то более однородные группы описаний. Номенклатурные вопросы не являлись главными. Можно выделить еще ряд ассоциаций таволговых лугов, но много ли это даст для понимания их строения и связей со средой?

Для разделения таволговых лугов были использованы 3 группы дифференциальных видов, встречающихся во всей совокупности описаний с постоянством от 20 до 70 %.

1. Луговые мезофиты: *Rumex acetosa*, *Phleum pratense*, *Galium mollugo*, *Anthriscus sylvestris*, *Festuca pratensis*, *Centaurea phrygia*, *Veronica chamaedrys*, *Vicia cracca*.

2. Мезогигрофиты и гигромезофиты: *Geranium palustre*, *Angelica sylvestris*, *Alchemilla acutiloba*, *Polygonum bistorta*, *Trollius europaeus*, *Crepis paludosa*, *Cirsium oleraceum*, *C. heterophyllum*, *Ranunculus repens*, *Valeriana officinalis*.

3. Гигрофиты: *Carex nigra*, *C. cespitosa*, *Scirpus sylvaticus*, *Comarum palustre*, *Caltha palustris*, *Calamagrostis canescens*, *Equisetum palustre*, *E. fluviatile*, *Juncus filiformis*.

Виды растений не образуют четко очерченных и дискретных экологических групп. Все они индивидуальны по своей экологии, и поэтому любое деление на экологические группы в значительной мере условно. С не меньшим основанием можно выделить несколько иные по составу группы видов и получить иные результаты. В данном случае были приняты во внимание центры экологических амплитуд на градиенте увлажнения. Насколько равномерно распределена та или иная группа видов в этой совокупности описаний, можно проверить с помощью критерия Кокрена (см. Василевич, 1985). Значения этого критерия тем выше, чем больше описаний с большим числом видов данной группы и много описаний, где виды данной группы отсутствуют.

Когда рассматриваются все описания таволговых лугов вместе, то у всех 3 групп видов критерий Кокрена превышает граничное значение при 95%-м доверительном уровне. Все 3 группы можно использовать для деления таволговых лугов на более однородные группы. Предварительно следует решить вопрос, при каком числе видов можно считать, что группа присутствует в данном описании. Меняем границу между отсутствием и присутствием группы: 0 и 1 вид и более, 0—1 вид — 2 и более, 0—2 вида — 3 и более и т. д. Со сдвигом границы одна из групп становится все более неоднородной, а другая все более однородной. Граница проводится там, где обе группы становятся как можно более однородными.

После этого вычислялись сопряженности между всеми группами видов, используя для этого критерий χ^2. Связи между всеми группами видов попарно значимы. Мезофиты и мезогигрофиты сопряжены положительно. Эти 2 группы видов не очень сильно отличаются друг от друга. Гигрофиты сопряжены отрицательно с обеими группами, что свидетельствует о достаточно большом экологическом контрасте этой группы по отношению к остальным.

В качестве критерия деления всей совокупности описаний выбираем группу гигрофитов и на этом основании делим описания на две группы: 1) 60 площадок с присутствием гигрофитов (не менее любых 2 видов из группы), 2) 71 площадка без гигрофитов (какой-либо один из этих видов может присутствовать). На это де-

ТАБЛИЦА 2

Встречаемость некоторых видов в двух группах площадок Filipenduletum (результат первого этапа деления)

Виды	Группы площадок	
	без гигрофитов (71 площадка)	с гигрофитами (60 площадок)
Scirpus sylvaticus (г)	14	43
Equisetum palustre (г)	12	36
E. fluviatile (г)	1	27
Juncus filiformis (г)	4	39
Geranium palustre (мг)	33	44
Lysimachia vulgaris	50	80
Scutellaria galericulata	16	59
Viola palustris	16	40
Myosotis palustris	14	34
Epilobium palustre	1	27
Naumburgia thyrsiflora	0	19
Galium mollugo (м)	21	5
Anthriscus sylvestris (м)	39	13
Veronica chamaedrys (м)	21	11
Vicia cracca (м)	47	30
V. sepium	48	27
Equisetum pratense	32	5
Urtica dioica	33	20
Alchemilla acutiloba (мг)	36	13

Примечание. г — гигрофиты, мг — мезогигрофиты, м — мезофиты. Арабские цифры — проективное покрытие, %.

ление отреагировали изменением постоянства не все виды, входящие в дифференцирующие группы, но все же бóльшая их часть (табл. 2). Различия по встречаемости каждого из этих видов невелики. Во многих случаях они не превышают 10—20 %. Если встать на точку зрения A. Jurko (1973), что дифференциальные виды должны иметь постоянство не менее 65 % в том синтаксоне, который они характеризуют, и не более 15 % во всех остальных синтаксонах, то ни один из этих видов не удовлетворяет данному требованию. Но, во-первых, этому требованию не удовлетворяет большинство дифференциальных видов западноевропейских ассоциаций, а, во-вторых, мы использовали иной метод деления совокупности описаний, и сравнивать нужно постоянство всей группы видов в целом.

Можно делить эти 2 группы описаний дальше, используя для этой цели группы мезофитов и гигромезофитов (табл. 3). Мезогигрофиты распределены неравномерно в обеих полученных группах описаний, а мезофиты — только в одной. Проводим деление обеих групп описаний тем же методом по мезогигрофитам и получаем в результате 4 группы описаний, каждая из которых однородна по 2 экологическим группам видов. На этих 2 этапах деления значительная часть видов первоначальных экологических групп отреагировала на деление изменением постоянства. Их уже нельзя использовать для дальнейшего деления. В связи с этим были сформированы новые группы видов для проверки однородности этих 4 групп описаний. В каждой из них по отдельности было образовано по 2—3 группы видов. Эти виды не входили ранее в экологические группы дифференциальных видов, так как во всей совокупности описаний они имели низкое постоянство.

ТАБЛИЦА 3

Однородные группы описаний таволговых лугов

Первое деление	С гигрофитами			Без гигрофитов	
Второе и третье деление	без мезогигрофитов Iб	с двумя группами мезогигрофитов Iб′	с мезогигрофитами Ia	с мезогигрофитами IIб	без мезогигрофитов IIa
Число описаний	6	15	40	32	38
Filipendula ulmaria	100	100	100	100	100
Geum rivale	83	86	84	72	73
Deschampsia cespitosa	66	53	66	34	58
Lysimachia vulgaris	17	66	50	50	90
Lathyrus pratensis	50	73	45	63	37
Trollius europaeus	66	33	74	9	5
Crepis paludosa	66	40	58	3	8
Cirsium oleraceum	50	40	37		3
C. heterophyllum	33	33	40		3
Polygonum bistorta	33	60	24	6	8
Vicia sepium	66	47	58	32	12
Angelica sylvestris	83	53	53	10	10
Carex cespitosa	50	40	8	9	28
Coronaria flos-cuculi	33	47	13	13	10
Geranium palustre	83	40	45	19	40
Aegopodium podagraria	50	13	21	10	3
Alopecurus pratensis	50	20	8	22	13
Caltha palustris	17	60		3	30
Ranunculus repens		40	29	6	20
R. acris	17	47	26	31	20
Rumex acetosa		33	18	9	18
Carex pallescens		27	5		
Valeriana officinalis	33	53	34	16	20
Cardamine amara		20	5	6	5
Myosotis palustris		60	16	13	30
Chrysosplenium alternifolium		33	29	6	8
Juncus filiformis		53	5	3	43
Alchemilla acutiloba	33	27	50	19	3
Vicia cracca	33	33	50	44	28
Equisetum pratense		7	24	47	5
Centaurea jacea			13	25	
Viola palustris	33	13	18	13	50
Comarum palustre		13			58
Galium palustre		33	37	31	63
Naumburgia thyrsiflora		7			30
Festuca pratensis		20	18	25	8
Centaurea phrygia	17		24	9	3
Potentilla erecta		20	16	9	25
Poa pratensis		20	13	9	13
Veronica chamaedrys	33	20	24	19	8
Galium mollugo	33		21	22	
Vicia sylvatica	17		3		
Geranium sylvaticum			21	10	13
Anthriscus sylvestris	33	20	42	34	8
Equisetum sylvaticum	17	27	16	13	8

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Первое деление	С гигрофитами			Без гигрофитов	
Второе и третье деление	без мезогигрофитов Iб	с двумя группами мезогигрофитов Iб′	с мезогигрофитами Iа	с мезогигрофитами IIб	без мезогигрофитов IIа
Число описаний	6	15	40	32	38
Urtica dioica	17	27	29	38	15
Poa palustris	17	13	16	10	10
Carex hirta	17	13		9	3
C. nigra	33	20	3		30
C. acuta	17	27	13	16	18
C. vesicaria		40	11	3	43
Calamagrostis canescens		20	3	3	28
Peucedanum palustre		7	8	13	15
Veronica longifolia	33	20	16	25	23
Viola epipsila	17	20	13	9	18
Equisetum palustre	17	40	13	6	33
Epilobium palustre		33	5		13
Galium uliginosum		27	26	19	23
Juncus effusus		27	13	22	25
Cirsium palustre	17	20	11	16	20
Scirpus sylvaticus	50	46	19	16	40
Scutellaria galericulata		53	16	16	63
Equisetum fluviatile	17	27	3		30
Stellaria palustris		20	3		8

Так, например, в группе IIа (38 описаний), в которой отсутствуют ранее установленные группы гигрофитов и мезогигрофитов, сформированы 2 новые группы дифференцирующих видов: 1) мезогигрофиты (*Chrysosplenium alternifolium*, *Galium palustre*, *G. uliginosum*, *Geum rivale*, *Lysimachia vulgaris*), 2) мезофиты (*Ranunculus acris*, *Deschampsia cespitosa*, *Lathyrus pratensis*, *Stellaria graminea*, *Vicia sepium*, *Equisetum pratense*). Ни один из этих видов не входил ранее в экологические группы дифференцирующих видов. Обе группы видов распределены равномерно в пределах данной группы описаний. Возможности ее деления по флористическому составу исчерпаны.

В группе описаний Iб (21 описание), в которой присутствуют гигрофиты, но отсутствуют мезогигрофиты, выделено 2 новые группы дифференцирующих видов:

1) мезогигрофиты (*Lysimachia vulgaris*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Caltha palustris*, *Myosotis palustris*, *Equisetum palustre*, *Juncus filiformis*, *Galium palustre*, *Scutellaria galericulata*),

2) мезофиты (*Lathyrus pratensis*, *Ranunculus acris*, *Vicia sepium*, *Deschampsia cespitosa*, *Athyrium filix-femina*, *Alopecurus pratensis*, *Aegopodium podagraria*). По группе мезогигрофитов эта группа описаний оказалась неоднородной. Она разделена поэтому на две подгруппы (6 и 15 описаний). На этом деление таволговых лугов на однородные группы было закончено.

В результате этой работы таволговые луга были разделены на 5 флористически однородных групп (табл. 3). Четыре группы достаточно велики по числу описаний, их можно было бы делить и далее, но возможности видового состава исчерпаны.

Посмотрим, чем же отличаются эти 5 групп описаний друг от друга по флористическому составу. В самой сырой группе (Iб), которую дифференцируют толь-

ко гигрофиты, имеют максимум постоянства по всем 5 группам значительное число видов гигрофитов, но кроме них — *Alopecurus pratensis* и *Aegopodium podagraria*. Эти виды отнюдь не гигрофиты, и это противоречит экологической характеристике данное группы описаний. Нужно иметь в виду, что эта группа включает всего 6 описаний, и 95%-й доверительный интервал для постоянства 50 % равен 11.8—88.2 % (Weber, 1957), т. е. включает все 5 классов постоянства. Нужна очень большая осторожность при работе с фитоценотическими таблицами и при оценке дифференцирующих видов.

В группе Iб′ (15 описаний) максимум постоянства имеют *Caltha palustris*, *Ranunculus repens*, *Polygonum bistorta*, *Juncus filiformis*, а кроме них 2 типичных мезофита — *Ranunculus acris* и *Rumex acetosa*. Доверительный интервал для *Polygonum bistorta* (постоянство 60 %) составляет 25.6—88.3 %. Три наиболее влажные группы описаний (результат первого деления по гигрофитам) имеют хорошую группу дифференциальных видов, состоящую из мезогигрофитов. А группы менее влажные (IIа и IIб) имеют мало хороших дифференциальных видов. Весь ряд из 5 групп — снижение постоянства гигрофитов без замещения их какими-то определенными видами мезофитов. Замещение идет на уровне весьма широких экологических групп видов.

Большинство описаний таволговых лугов с территории Северо-Запада характеризуется безраздельным господством *Filipendula ulmaria*. Виды с проективным покрытием 10 % и более встречаются нечасто. Чаще других с таким покрытием встречаются *Geum rivale* (20 описаний), *Carex cespitosa* (10), *Cirsium oleraceum* (8), *Deschampsia cespitosa* (7), *Geranium palustre* (9), *Lysimachia vulgaris* (5), *Cirsium heterophyllum* (4), *Trollius europaeus* (4). Часть этих видов служит основой для выделения ассоциаций в Центральной Европе, другая часть использована для деления российских таволговых лугов. Небольшое число описаний, в котором эти виды достигают значительного обилия, в общем, не служит для этого препятствием ни во флористической, ни в эколого-фитоценотической классификации. Но много ли это даст для понимания закономерностей варьирования растительности внутри таволговых лугов? Чем больше выделяют ассоциаций и подчиненных им синтаксонов, тем более нечеткими и запутанными становятся отношения между ними.

Результаты работы свидетельствуют о том, что растительный континуум может быть поделен во всех случаях на не очень большое число флористически однородных групп геоботанических описаний. Но для выявления всех этих групп нужно иметь по 100—150 описаний на широко понимаемую ассоциацию.

Критерий Кокрена работает весьма жестко. Не все группы описаний, выделяемые по этой методике, заслуживают ранга ассоциации, субассоциации или варианта, но необходимо иметь представление о том, насколько велико разнообразие растительности в пределах того или иного синтаксона. Работа с группами видов не всегда приводит к появлению хороших дифференциальных видов. Это является отражением громадной стохастичности растительного покрова. Каждый вид не обязательно встречается в тех условиях среды, которые для него благоприятны. В идентичных условиях видовой состав может варьировать весьма значительно.

Экологические группы видов не являются сколько-нибудь дискретными, существуют многочисленные переходные виды между мезофитами и гигромезофитами, между ними и гигрофитами. Работа с группами значительно продуктивнее, но каждая группа объединяет виды, довольно разные по экологическим амплитудам. При образовании экологических групп мы руководствовались прежде всего центрами амплитуд, экологическими и фитоценотическими оптимумами видов. Воз-

можно было бы получить более четкие различия между группами описаний, если учитывать не центры, а края экологических амплитуд, объединять в группы виды, экологические амплитуды которых обрываются при определенной ступени увлажнения. Но и в наиболее точных экологических шкалах Раменского края амплитуд определены по выборке со значительной случайной ошибкой, и формирование таких групп видов также не будет очень точным.

Предлагаемый в данной работе метод оценки биоразнообразия растительности не является единственно возможным. Флористический состав сообществ, конечно, очень существенный их признак, но далеко не единственный. Группы площадок, имеющие сходный флористический состав, но разные доминирующие виды, следует все же относить к разным флористически однородным группам описаний. Учитывая непрерывность, многомерность и стохастичность растительности, любой метод выделения каких-либо элементарных и однородных единиц растительности оказывается отчасти субъективным.

На каком же уровне следует остановиться при делении сложной совокупности геоботанических описаний. В работах по количественной классификации растительности иногда использовался такой критерий: деление следует прекращать на том уровне, на котором полученным группам сообществ можно дать обоснованную экологическую интерпретацию. Посмотрим с этой точки зрения на полученную классификацию. Первое деление дает 2 группы, которые достаточно четко отличаются друг от друга (табл. 2). Для каждой из них характерна группа видов определенной экологии, и, хотя различия в постоянстве не у каждого вида значительны, в целом эти группы видов достаточно четко характеризуют различия по увлажнению. Получить же очень сильные различия в постоянстве по каждому виду в группе невозможно, не выбраковывая часть описаний, которые по каким-либо критериям отнесены к нетипичным, переходным. Классифицировать необходимо все то, что встречается в природе, а не создавать довольно субъективные представления о типичном и нетипичном. В этом случае синтаксоны оказываются менее четко отграниченными, но это как раз и отражает природные закономерности дифференциации растительности.

На следующем этапе деления (табл. 3) результаты получаются гораздо менее определенные: группы дифференцирующих видов становятся меньше и, что самое главное, они теряют экологическую специфику. На такой основе во флористической классификации нередко выделяют субассоциации и варианты, но из-за их слабой экологической определенности их ценность весьма сомнительна. Слишком дробное деление растительности, как по флористическому составу, так и по отдельным более или менее обильным видам, мало перспективно. На наш взгляд, наиболее целесообразно рассматривать все сообщества с явным доминированием *Filipendula ulmaria* в качестве одной ассоциации, соответствующей Filipendula ulmaria—Gesellschaft немецких авторов, асс. Filipenduletum ulmariae Сцепановіча и формации таволговых лугов Е. П. Матвеевой. В этом случае мы получаем синтаксон, достаточно хорошо различаемый в полевых условиях и имеющий широкий географический ареал. Выделенные 5 флористически однородных групп описаний характеризуют флористическую гетерогенность ассоциации, амплитуду условий местообитания, главным образом, по увлажнению. Внутри этой ассоциации ограничимся выделением 2 субассоциаций. Назовем их по видам, имеющим наиболее высокие различия в постоянстве в этих 2 ассоциациях.

Субассоциация с высоким участием мезофитов (группа II) — equisetosum pratensis, а субассоциация с высоким участием гигрофитов — juncetosum filiformis (группа I). Эти субассоциации можно различить по участию 2 экологических групп

видов, хотя каждый отдельный вид обладает довольно слабой дифференцирующей мощностью. Но такая ситуация довольно обычна и во флористической классификации растительности, достаточно посмотреть на таблицу диагностических комбинаций таволговых лугов Чехии (табл. 1).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-49280) и программы «Биоразнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Булохов А. Д. Геоботанический анализ пойменных лугов Средней Десны // Структура и динамика природных систем бассейна Верхней Десны. М., 1986. С. 38—47.

Булохов А. Д. Синтаксономия травянистой растительности Южного нечерноземья. Деп. в ВИНИТИ. 1990. 40 с.

Василевич В. И. Классификация сероольшатников Северо-Запада европейской части РСФСР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 731—741.

Вдовюк Л. Н., Горяинова И. Н., Микляева И. М. и др. Использование методики Браун-Бланке для классификации луговых сообществ // Экология фитоценозов и их динамика. М., 1980. С. 65—84.

Игошина К. Н. Растительность северной части Верхне-Камского округа Уралобласти // Тр. биол. инст. Перм. ун-та. 1930. Т. 3. Вып. 2. С. 73—176.

Луга Нечерноземья. М., 1984. 158 с.

Ляпкина А. А. Растительные ресурсы Присухонской низины // Уч. зап. Ленингр. пед. ин-та. 1964. Т. 267. С. 109—130.

Матвеева Е. П. Луга Советской Прибалтики. Л., 1967. 335 с.

Раменская М. Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск, 1958. 400 с.

Сцепановіч І. М. Эколага-фларыстычны дыягназ сінтаксонаў прыроднай травяністай расліннасці Беларусі. Мінск, 2000. 140 с.

Чемерис Е. В. Растительный покров истоковых ветландов Верхнего Поволжья. Рыбинск, 2004. 158 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Шенников А. П. Луговая растительность СССР // Растительность СССР. 1938. Т. 1. С. 429—647.

Юдина В. Ф. Луговая растительность островов Кижи и Волкострова // Тр. Карельского НЦ РАН. Сер. «Биогеография Карелии». 1999. Вып. 1. С. 75—79.

Ahlmer W. Die Donau-Auen bei Ostenhofen // Hoppea. 1989. Vol. 47. S. 403—503.

Balátová-Tuláčková E. Flachmoorwiesen im mittleren und unteren Opava—Tal // Vegetace ČSSR. A4. 1972. 201 s.

Balátová-Tuláčková E. Synökologische Verhältnisse der Filipendula ulmaria—gesellschaften NW-Böhmens // Folia Geobot. Phytotax. 1979. Vol. 14. N 3. S. 225—258.

Balátová-Tuláčková E. Feuchwiesen des Landschaftsschutzgebietes Šumava (Böhmerwald) // Folia Mus. Rerum Natur. Bohemiae Occident. Bot. 1983. Vol. 18—19. S. 1—82.

Balátová-Tuláčková E. Feuchwiesen des Gebirges Novohradske Hory in Südböhmen, ČSSR // Angewandte Pflanzensoziologie. 1985. Vol. 25. S. 89—117.

Balátová-Tuláčková E., Hübl E. Grosseggen-, Feuchtwiesen- und Hochstaudengesellschaften im Waldviertel und Noröstlichen Mühlviertel (Nordost-Österreich) // Angewandte Pflanzensoziologie. 1985a. H. 29. S. 47—87.

Balátová-Tuláčková E., Hübl E. Feuchtwiesen- und Hochstaudengesellschaften in den nordöstlichen Alpen von Niederösterreich, Oberösterreich und Steiermark // Angewandte Pflanzensoziologie. 1985b. H. 29. S. 1—46.

Balátová-Tuláčková E. Feuchwiesen des Brdy-Berglandes und seiner Randgebiete (Mittelböhmen) // Folia Geobot. Phytotax. 1991. Vol. 25. N 4. S. 1—79.

Fischer C. Die Vegetation des Naturschutzgebiet «Weiβe Laaber bei Waltersberg und seiner Umgebung» // Hoppea. 1999. Vol. 60. S. 393—524.

Jahn R. Vegetation feuchter Talgründe bei Rettenbach im Falkensteiner Vorwald // Hoppea. 1989. Vol. 47. S. 333—401.

Jurko A. Multilaterale Differentiation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften // Preslia. 1973. Vol. 45. N 1. S. 41—69.

Reif A., Baumgartl Th., Breitenbach I. Die Pflanzengesellschaften des Grünlandes zwieschen Mauth und Finsterau (Hinteren Bayerischen Wald) // Hoppea. 1989. Vol. 47. S. 149—256.
Rybniček K., Balátová-Tuláčková E., Neuhäusl R. Přehled rostlinných společenstev rašelinišť' a mokřadnich luk Československa // Studie ČSAV. 1984. Vol. 8. 123 s.
Weber E. Grundriss der biologischen Statistik. Jena. G. Fischer. 1957. 466 s.

SUMMARY

Communities with dominance of *Filipendula ulmaria* are widely distributed in the North-West European Russia. They are divided in Central Europe into 11 associations on the basis of codominant species. Some of them are lacking in the North-Western Russia and others occur seldom and with low abundance. 131 geobotanical relevés were divided into five floristically homogeneous groups, according to frequency of mesophytes, hygromesophytes and hygrophytes. All the relevés can be regarded as one association Filipenduletum with two subassociations.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.822; 581.84

© Л. Е. Муравник

ЗНАЧЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И УЛЬТРАСТРУКТУРНЫХ ПРИЗНАКОВ ЖЕЛЕЗИСТЫХ ВОЛОСКОВ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ РОДА *DROSERA* (*DROSERACEAE*)

L. E. MURAVNIK. SIGNIFICANCE OF THE TENTACLE MORPHOLOGICAL AND ULTRASTRUCTURAL FEATURES IN *DROSERA* (*DROSERACEAE*) TAXONOMY

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: muravnik@kd1537.spb.edu
Поступила 10.03.2005
Окончательный вариант получен 06.05.2005

С целью уточнения систематики рода *Drosera* изучена морфология железистых волосков листьев, а также ультраструктура их кутикулы у 36 видов, относящихся к 15 секциям. На основании полученных данных сделано предположение, что секции *Arachnopus*, *Cripterisma*, *Vagae*, *Phycopsis*, *Ergaleium*, *Erythrorhizae*, *Stoloniferae* и подрод *Regiae*, имеющие радиально симметричные головки волосков, являются более примитивными, тогда как секции *Drosera*, *Proliferae*, *Stelogyne*, *Bryastrum*, *Lamprolepis*, *Thelocalyx* и *Lasiocephala*, в которых встречаются билатерально симметричные головки, — более продвинутыми. Кутикула секреторных клеток имеет таксоноспецифическое строение, обусловленное ее толщиной, наличием эпикутикулярного воска, ламелл и дендритов. Анализ литературных и оригинальных данных позволяет придти к заключению о необходимости пересмотра видового состава секции *Drosera*, гетерогенной по морфологии краевых волосков и строению кутикулы, а также секции *Lasiocephala*. Для всех исследованных видов установлена положительная корреляция между толщиной кутикулы и диаметром формирующихся в ней пор.

Ключевые слова: *Drosera*, плотоядные растения, железистые волоски, секреторные клетки, ультраструктура, кутикула, систематика.

Род *Drosera* L. насчитывает около 150 видов (Rivadavia et al., 2003). За время, прошедшее между первой внутриродовой классификацией (Candolle, 1824) и 1990-ми годами, система рода неоднократно подвергалась ревизии (Planchon, 1848; Diels, 1906; DeBuhr, 1977; Marchant et al., 1982, и др.). В результате было выделено от 11 до 13 секций, входивших в 3 подрода, различные у разных авторов (*Rorella*, *Ptycnostigma*, *Ergaleium* у Diels, 1906; *Drosera*, *Rorella*, *Ergaleium* у Marchant et al., 1982). В последние 10 лет исследователи вновь обратились к изучению систематики *Drosera*. Взяв за основу морфологическое и анатомическое строение железистых волосков и трихомов, а также палинологические и цитотаксономические данные, R. Seine и W. Barthlott (1994) выделили 19 секций, вошедших в состав 3 подродов (*Drosera*, *Ergaleium* и *Regiae*). A. Culham и R. J. Gornall (1994) разработали хемотаксономическую систему *Drosera* в связи с наличием в растениях вторичных метаболитов нафтохинонов. F. Rivadavia с соавт. (2003) изучили филогенетические межвидовые взаимоотношения внутри рода, проведя анализ нуклеотидных последовательностей ДНК хлоропластного гена *rbcL*. Тем не менее положение некоторых видов в системе рода *Drosera* продолжает оставаться спорным до сих пор. Поиск новых таксоноспецифических признаков можно было бы

расширить, углубившись в строение клеток на электронно-микроскопическом уровне.

Одним из таких признаков является строение кутикулы. Кутикула высших растений — довольно сложное по структуре и химическому составу образование. Она может содержать различные слои и включения (Holloway, 1982), варьировать по форме и толщине в зависимости от органа, в покровных тканях которого откладывается, от экологических условий произрастания или систематического положения растения (Alvin et al., 1982). В составе кутикулы различаются следующие компоненты: эпикутикулярный воск (поверхностный слой на поперечном срезе клеточной оболочки); собственно кутикула, толщина которой не превышает 0.5 μм (иначе называемая первичной кутикулой); кутинизированный слой оболочки (вторичная кутикула); пектиновый слой, отделяющий кутикулу от целлюлозной клеточной стенки.

В настоящей работе были поставлены задачи определения формы краевых железистых волосков у ряда видов, для которых этот признак не был описан ранее, а также проведения сравнительного электронно-микроскопического исследования кутикулы в секреторных клетках щупалец у 36 видов, охватывающих 15 секций рода *Drosera*. Работа выполнялась с целью установления новых ультраструктурных таксоноспецифических признаков и корректировки систематического положения некоторых видов.

Материал и методика

В работе изучались железистые волоски листьев у плотоядных растений 36 видов *Drosera* L., принадлежащих к 3 подродам и 15 секциям. Большинство видов росянок выращивалось из семян или почек в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (С.-Петербург). *D. anglica* Huds. и *D. rotundifolia* L. собраны в Ленинградской обл. Детальное описание материала и метода его фиксации для электронной микроскопии приводится в более ранней публикации (Муравник, Иванова, 2004).

Размеры головок железистых волосков определяли на фотографиях фиксированного материала, отснятого с применением бинокулярной лупы МБС-1 (ЛОМО, Россия). Световую микроскопию осуществляли с использованием микроскопа Olympus BX51 (Olympus Optical Co., Япония) с цифровой видеокамерой ColorView II и программным обеспечением AnalySIS® (Olympus GmbH, Германия).

Для получения ультраструктурной характеристики клеток препараты фотографировали в электронном микроскопе Hitachi-600 (Hitachi, Япония). Толщину кутикулы измеряли с помощью компьютерной программы анализа изображений *ImageTool*.

Средние арифметические значения, стандартные отклонения и ошибки среднего арифметического рассчитывали для 5%-го уровня значимости. Коэффициент корреляции определяли между двумя множествами данных: массив 1 — толщина кутикулы, массив 2 — диаметр кутикулярных пор.

Результаты исследования

Исследованные виды *Drosera* различаются между собой по размерам листовых пластинок (табл. 1). Наиболее крупные листья характерны для *D. capensis* из секции *Vagae*, *D. anglica* из секции *Drosera* и *D. adelae* из секции *Arachnopus*. Мелкие плас-

ТАБЛИЦА 1

Размеры листовой пластинки и головок железистых волосков у представителей рода *Drosera* (в соответствии с классификацией Seine, Barthlott, 1994)

Подрод	Секция	Виды	Длина листовой пластинки, мм	Ширина листовой пластинки, мм	Краевые волоски по форме	Размеры головок центральных волосков, мм		°•Число хромосом
						длина	ширина	
Drosera	*Drosera*	*D. aliciae* R. Hamet	10.0	3.0	**Билатерально симметричные	0.19 ± 0.007	0.09 ± 0.004	40 (80)
		D. anglica Huds.	25.0	6.0	**Радиально симметричные	0.16 ± 0.016	0.10 ± 0.013	40
		D. brevifolia Pursh	2.8	2.0	**Билатерально симметричные	0.17 ± 0.013	0.08 ± 0.009	20
		D. burkeana Planch.	4.5	3.5	*Билатерально симметричные	0.17 ± 0.012	0.08 ± 0.006	20
		D. capillaris Poir.	5.0	3.5	*Радиально симметричные	0.15 ± 0.015	0.07 ± 0.009	20
		D. communis St. Hil.	15.0	5.0	**Билатерально симметричные	0.11 ± 0.004	0.06 ± 0.003	н/о
		D. cuneifolia L. f.	3.5	1.5	**Радиально симметричные	0.17 ± 0.014	0.10 ± 0.003	40
		D. dielsiana Excell et Laundon	9.0	3.0	*Билатерально симметричные	0.15 ± 0.014	0.07 ± 0.004	40
		D. montana St. Hil.	4.0	4.0	**Билатерально симметричные	0.11 ± 0.009	0.03 ± 0.003	40
		D. natalensis Diels	3.0	2.0	*Билатерально симметричные	0.08 ± 0.004	0.03 ± 0.001	40
		D. rotundifolia L.	10.0	12.0	То же	0.18 ± 0.008	0.09 ± 0.005	20
		D. spatulata Labill.	3.0	2.0	» »	0.23 ± 0.017	0.07 ± 0.006	20 (40)
		D. villosa St. Hil.	5.0	2.0	**Билатерально симметричные	0.11 ± 0.005	0.06 ± 0.003	40
	Arachnopus	*D. indica* L.	12.0	1.0	*Радиально симметричные	0.13 ± 0.008	0.06 ± 0.005	28
		D. adelae F. Muell.	20.0	8.0	То же	0.15 ± 0.012	0.06 ± 0.003	28
	Arcturia	*D. arcturi* Hook.	5.0	3.5	*Отсутствуют	0.11 ± 0.007	0.06 ± 0.006	20
	Cripterisma	*D. hilaris* Cham. et Schlecht.	3.5	2.5	*Радиально симметричные	0.14 ± 0.012	0.06 ± 0.006	40
	Vagae	*D. capensis* L.	100.0	8.0	То же	0.14 ± 0.010	0.07 ± 0.007	40
	Proliferae	*D. prolifera* C. T. White	8.0	10.0	*Билатерально симметричные	0.13 ± 0.009	0.06 ± 0.003	30
	Stelogyne	*D. hamiltonii* C. R. P. Andrews	4.0	3.0	То же	0.13 ± 0.008	0.06 ± 0.005	28
	Bryastrum	*D. pygmaea* DC.	1.0	0.9	» »	0.04 ± 0.003	0.02 ± 0.002	20 (28)

	Lamprolepis	*D. closterostigma* N. Marchant et Lowrie	1.5	1.5	**Билатерально симметричные	0.05 ± 0.002	0.03 ± 0.002	н/о
		D. nitidula Planch.	1.0	0.8	То же	0.09 ± 0.008	0.04 ± 0.005	28
		D. oreopodion N. Marchant et Lowrie	0.5	0.5	» »	0.06 ± 0.006	0.03 ± 0.004	14
		D. paleacea DC.	0.5	0.5	*Билатерально симметричные	0.02 ± 0.002	0.01 ± 0.001	6 (10)
	Thelocalyx	*D. burmannii* Vahl	7.0	4.0	То же	0.14 ± 0.009	0.07 ± 0.004	20
	Lasiocephala	*D. dilatatopetiolaris* Kondo	3.0	1.5	**Билатерально симметричные	0.12 ± 0.007	0.06 ± 0.006	12
		D. lanata Kondo	2.5	1.5	То же	0.01 ± 0.001	0.01 ± 0.001	12 (14)
		D. neocaledonica R. Hamet.	1.0	1.0	» »	0.05 ± 0.003	0.03 ± 0.004	40
	Phycopsis	*D. binata* Labill.	60.0	1.5	*Радиально симметричные	0.16 ± 0.010	0.10 ± 0.005	32
Ergaleium	*Ergaleium*	*D. auriculata* Backh. ex Planch.	1.0	1.0	То же	0.05 ± 0.002	0.03 ± 0.001	н/о
		D. menziesii R. Br. ex DC.	2.5	2.5	» »	0.07 ± 0.004	0.05 ± 0.003	26
		D. peltata Thunb.	1.5	1.5	» »	0.06 ± 0.003	0.03 ± 0.001	32
	Erythrorhizae	*D. macrophylla* Lindl.	15.0	7.0	**Радиально симметричные	0.09 ± 0.003	0.07 ± 0.003	24
	Stoloniferae	*D. ramellosa* Lehm.	2.5	1.5	*Радиально симметричные	0.01 ± 0.002	0.01 ± 0.003	26
Regiae		*D. regia* Stephens	5.0	2.5	То же	0.11 ± 0.003	0.05 ± 0.002	34

Примечание. * — определено R. Seine, W. Barthlott (1993), ** — определено в настоящем исследовании, °* — данные о числе хромосом взяты в интернете: www2.labs.agilent.com/botany/cp/index/index.htm, н/о — число хромосом не определялось.

тинки свойственны видам из секций *Bryastrum*, *Lamprolepis*, *Lasiocephala*, *Ergaleium* и *Stoloniferae*. У всех представителей рода на адаксиальной поверхности листьев формируются головчатые железистые волоски, иначе называемые щупальцами.

Волоски, расположенные в центральной части листовой пластинки, характеризуются радиальной симметрией головки (по классификации Seine, Barthlott, 1993), обычно они имеют короткую неподвижную ножку. Периферические волоски могут быть как радиально, так и билатерально симметричными, в зависимости от вида растения. Они отличаются более крупными головками, а также большей длиной ножки, что позволяет изгибаться в сторону насекомого, оказавшегося на поверхности листа.

Радиально симметричные головки удлиненной формы. Они образованы двумя наружными слоями секреторных клеток, окружающими трахеидный тяж (табл. I, *а*). Между секреторными клетками и трахеидами располагаются барьерные клетки с кутинизированными латеральными стенками. Билатерально симметричные головки напоминают по форме весло (табл. I, *б*). Секреторные клетки, барьерные и короткие трахеиды находятся у них с адаксиальной стороны, в углублении «лопасти». Ножка щупальца (табл. I, *а*) состоит из эпидермальных клеток, одного или нескольких рядов (в основании) более длинных субэпидермальных клеток и тяжа трахеид.

В табл. 1 представлены данные о форме и размерах волосков листовой пластинки у всех изученных видов. Оказалось, что в составе секции *Drosera* находятся виды с разной формой краевых волосков, при этом большинство представителей имеет щупальца с крупными головками. Виды секции *Arachnopus* характеризуются волосками с одинаковыми радиально симметричными и довольно крупными головками. В секции *Arcturia* периферические волоски отсутствуют, а у тех, что расположены в центре листовой пластинки, головки среднего размера и радиально симметричной формы. В некоторых секциях рода, где листья очень мелкие, щупальца, как правило, тоже имеют наименьшие размеры. Видам, относящимся к секциям *Bryastrum*, *Lamprolepis*, *Thelocalyx*, *Lasiocephala*, *Ergaleium* и *Stoloniferae*, свойственна билатеральная симметрия краевых волосков.

Поверхность секреторных клеток головок покрыта кутикулой (табл. 2). Ее толщина на поперечном срезе варьирует от 0.03 μм (у *D. communis* из секции *Drosera*, *D. paleacea* из секции *Lamprolepis*, *D. auriculata* из секции *Ergaleium*) до 0.1—0.2 μм (у *D. arcturi* из секции *Arcturia*, *D. capensis* из секции *Vagae*, *D. ramellosa* из секции *Stoloniferae* и *D. menziesii* из секции *Ergaleium*).

Строение кутикулы секреторных клеток имеет некоторые видоспецифические особенности. Большинство изученных видов характеризуется гомогенной структурой кутикулы (табл. 2; табл. II, *а*), однако у ряда представителей она бывает ламеллярной. Так, у *D. dielsiana*, *D. montana*, *D. rotundifolia*, *D. prolifera* , *D. hamiltonii* и *D. menziesii* вдоль поверхности кутикулы можно обнаружить 2 слоя, светлый и темный, иначе называемые ламеллами (табл. II, *б*); у *D. arcturi* чередуются 2—3 пары ламелл (табл. II, *в*). Снаружи кутикула покрывается варьирующим по толщине эпикутикулярным воском (табл. II , *б*), а на границе с клеточной оболочкой выявляется тонкий осмиофильный пектиновый слой (табл. II, *а*, *б*). Внутренняя граница кутикулы иногда характеризуется неровными очертаниями (табл. II, *в*). Если кутикула достаточно толстая (*D. montana*, *D. arcturi*, *D. menziesii*), в слое, примыкающем к клеточной стенке, появляются дендриты (табл. II, *г*). Образование дендритов характерно только для вторичной кутикулы.

У всех исследованных видов росянок кутикула секреторных клеток прерывистая, в ней образуются поры различного диаметра (табл. 2), через которые на поверхность головок выводится секрет (табл. II, *а*, *г—е*, *стрелки*). На продольном

ТАБЛИЦА 2

Строение, толщина кутикулы и диаметр кутикулярных пор в секреторных клетках у представителей рода *Drosera*

Подрод	Секция	Виды	Строение кутикулы	Толщина кутикулы, μм	Диаметр пор, μм
Drosera	*Drosera*	*D. aliciae*	Гомогенная, пектиновый слой на границе с КО	0.093	0.073
		D. anglica	Гомогенная, эпикутикулярный воск	0.078	0.155
		D. brevifolia	Гомогенная, пектиновый слой на границе с КО	0.077	0.104
		D. burkeana	Гомогенная, эпикутикулярный воск	0.072	0.104
		D. capillaris	Гомогенная, пектиновый слой на границе с КО	0.060	0.100
		D. communis	То же	0.032	0.079
		D. cuneifolia	Гомогенная	0.082	0.130
		D. dielsiana	Ламеллярная (1 пара), пектиновый слой на границе с КО	0.053	0.089
		D. montana	Ламеллярная (1 пара), эпикутикулярный воск, дендриты, пектиновый слой на границе с КО	0.081	0.097
		D. natalensis	Гомогенная, пектиновый слой на границе с КО	0.059	0.106
		D. rotundifolia	Ламеллярная (1 пара), эпикутикулярный воск, пектиновый слой на границе с КО	0.061	0.080
		D. spatulata	Гомогенная, эпикутикулярный воск, пектиновый слой на границе с КО	0.068	0.093
		D. villosa	Гомогенная, пектиновый слой на границе с КО	0.055	0.072
	Arachnopus	*D. indica*	Гомогенная	0.075	0.105
		D. adelae	Гомогенная, пектиновый слой на границе с КО	0.079	0.112
	Arcturia	*D. arcturi*	Ламеллярная (2—3 пары), дендриты, пектиновый слой на границе с КО	0.103	0.105
	Cripterisma	*D. hilaris*	Гомогенная, эпикутикулярный воск, пектиновый слой на границе с КО	0.064	0.155
	Vagae	*D. capensis*	Гомогенная, пектиновый слой на границе с КО	0.110	0.178
	Proliferae	*D. prolifera*	Ламеллярная (1 пара), эпикутикулярный воск, пектиновый слой на границе с КО	0.083	0.112
	Stelogyne	*D. hamiltonii*	То же	0.061	0.122

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Подрод	Секция	Виды	Строение кутикулы	Толщина кутикулы, μм	Диаметр пор, μм
	Bryastrum	*D. pygmaea*	Ламеллярная (1 пара), эпикутикулярный воск, пектиновый слой на границе с КО	0.064	0.104
	Lamprolepis	*D. closterostigma*	Гомогенная	0.052	0.101
		D. nitidula	»	0.084	0.070
		D. oreopodion	»	0.095	0.170
		D. paleacea	Гомогенная, пектиновый слой на границе с КО	0.034	0.110
	Thelocalyx	*D. burmannii*	То же	0.057	0.083
	Lasiocephala	*D. dilatatopetiolaris*	Гомогенная, эпикутикулярный воск, пектиновый слой на границе с КО	0.052	0.095
		D. lanata	Гомогенная, пектиновый слой на границе с КО	0.065	0.090
		D. neocaledonica	То же	0.066	0.062
	Phycopsis	*D. binata*	» »	0.090	0.156
Ergaleium	*Ergaleium*	*D. auriculata*	» »	0.033	0.110
		D. menziesii	Ламеллярная (1 пара), эпикутикулярный воск, дендриты	0.209	0.263
		D. peltata	Гомогенная, эпикутикулярный воск, пектиновый слой на границе с КО	0.081	0.137
	Erythrorhizae	*D. macrophylla*	Гомогенная	0.060	0.205
	Stoloniferae	*D. ramellosa*	Гомогенная, пектиновый слой на границе с КО	0.126	0.140
Regiae		*D. regia*	То же	0.062	0.093

Примечание. КО — клеточная оболочка.

срезе пора выглядит цилиндрической либо напоминает по форме чашу с расширенным верхним краем; в просвете поры никогда не выявляется материал клеточной стенки. Существует корреляция между диаметром пор и толщиной кутикулы (коэффициент корреляции равен 0.65).

Обсуждение результатов

Ранее уже было установлено, что щупальца *Drosera*, формирующиеся на адаксиальной поверхности листовой пластинки, различаются по форме головки (Seine, Barthlott, 1993). В центральной части листа находятся волоски с радиально симметричной головкой, тогда как у волосков, расположенных по периферии, головки могут иметь радиальную либо билатеральную симметрию, характеризуются четко выраженным краем либо полностью его лишены. Поскольку морфология различных типов трихомов стабильна на видовом уровне (Theobald et al., 1979), мы провели анализ строения краевых щупалец у 36 видов из 15 секций *Drosera* и установили следующее. У видов из секций *Arachnopus*, *Cripterisma*, *Vagae*, *Phycopsis*, *Ergaleium*, *Erythrorhizae*, *Stoloniferae* и подрода *Regiae* щупальца являются радиально симметричными. Для большинства видов из секций *Drosera*, *Proliferae*, *Stelogyne*, *Bryastrum*, *Lamprolepis*, *Thelocalyx* и *Lasiocephala* характерны головки с билатеральной симметрией. Радиально симметричное щупальце рассматривается как основная морфологическая форма, из которой происходит билатерально симметричное щупальце (Seine, Barthlott, 1993). На основании строения краевых щупалец можно судить о филогенетических взаимоотношениях между секциями рода *Drosera*: растения из секций *Arachnopus*, *Cripterisma*, *Vagae*, *Phycopsis*, *Ergaleium*, *Erythrorhizae*, *Stoloniferae* и подрода *Regiae* следует рассматривать как более древние, а растения из остальных секций — как более продвинутые.

Секция *Drosera* является неоднородной по целому ряду признаков. Краевые щупальца у изученных видов бывают в основном билатерально симметричными за исключением *D. anglica*, *D. cuneifolia* и *D. capillaris*, у которых они характеризуются радиальной симметрией. Имеются и другие признаки, отличающие эти виды от остальных представителей секции. Так например, у *D. anglica* и *D. rotundifolia* на листьях и чашелистиках отсутствуют нежелезистые волоски (Langer et al., 1995). По данным R. Durand и M. Zenk (1974), изучавших способность растений из сем. *Droseraceae* синтезировать хиноидные пигменты нафтохиноны, у *D. capillaris* имеется плюмбагин, в то время как у представителей других видов секции *Drosera* чаще выявляется 7-метилюглон. На основании результатов нашего исследования по строению кутикулы у железистых волосков выделяются *D. dielsiana*, *D. montana* и *D. rotundifolia*. У них в отличие от других видов в наружном кутикулярном слое выявляется 1 пара ламелл. Следует отметить, что L. Diels (1906) объединял под одним названием *D. montana* 3 вида — *D. tomentosa*, *D. hirtella* и *D. montana*. На основании кладистического анализа нуклеотидных последовательностей пластидного гена *rbcL* обнаружено, что эти 3 вида не образуют одну кладу (Rivadavia et al., 2003). Таким образом, полученные нами данные о морфологии волосков и строении кутикулы подтверждают необходимость дальнейшего пересмотра видового состава секции *Drosera*.

Железистые волоски растений из секции *Bryastrum* и *Lamprolepis* оказались морфологически сходными: они имеют мелкие размеры и билатерально симметричные головки. Известно, что растения из секций *Bryastrum* и *Lamprolepis* не синтезируют нафтохиноны (Culham, Gornall, 1994). На близкое родство представите-

лей этих таксонов указывали ранее (Seine, Barthlott, 1994) в связи с характерным для растений вегетативным размножением геммами и формированием 8-клеточных двухрядных трихомов.

У изученных нами представителей секции *Lasiocephala* железистые волоски не различаются между собой по форме. Мы обнаружили, что периферические щупальца *D. neocaledonica* в отличие от ранее опубликованных данных (Seine, Barthlott, 1993) также имеют билатерально симметричные головки. Однако число хромосом у растений этого вида соответствует видам из секций *Drosera*, *Cripterisma* или *Vagae.* Данные кладистического анализа (Rivadavia et al., 2003) показывают, что *D. neocaledonica* образует одну кладу с видами секции *Drosera*. *D. dilatatopetiolaris* отличается от других изученных нами видов секции крупными размерами головки железистых волосков и строению кутикулы. По нашему мнению, гетерогенность секции *Lasiocephala* по изученным признакам свидетельствует в пользу необходимого пересмотра ее состава.

Особое место среди изученных видов занимает *D. arcturi*, у которого не были обнаружены краевые щупальца (Seine, Barthlott, 1993). Авторы высказали предположение, что исчезновение краевых волосков вторично и вызвано мутацией. По нашим данным, только у этих растений в кутикуле волосков, расположенных в центре листовой пластинки, откладывается по 2—3 пары ламелл, чего у других видов не наблюдается. Таким образом, данные о строении кутикулы у *D. arcturi* подтверждают мнение о выделении этого вида в самостоятельную секцию (Seine, Barthlott, 1994). Необходимость обособления *D. arcturi* в отдельную секцию согласуется и с результатами кладистического анализа (Rivadavia et al., 2003).

Все виды из подрода *Ergaleium* имеют радиально симметричные головки. Как правило, это довольно мелкие растения, железки которых могут быть окрашены в розово-красный цвет. По данным A. Culham и R. Gornall (1994), в их химическом составе присутствует плюмбагин. У большинства изученных видов кутикула выглядит гомогенной и не образует ламелл в поверхностном слое. Однако толщина кутикулы варьирует в широких пределах, достигая наибольших значений у *D. menziesii* и *D. ramellosa*, что может являться таксоноспецифическим признаком, сформировавшимся в аридных условиях естественного местообитания в Западной Австралии. Для обеспечения проницаемости толстой кутикулы в ней откладываются дендриты. Близкое родство с подродом *Ergaleium*, основанное на морфологии пыльцы, обнаруживается в монотипной секции *Phycopsis* (Seine, Barthlott, 1994). Оно подтверждается кладистическим анализом (Rivadavia et al., 2003), одинаковой формой краевых железок и строением кутикулы.

В зрелых железках плотоядных растений кутикула секреторных клеток всегда перфорирована порами (Heslop-Harrison, 1976; Juniper et al., 1989; Fahn, 2000; Муравник и др., 1995). На продольном срезе кутикулярные поры у *Drosera* имеют правильную цилиндрическую или чашевидную форму, материал клеточной стенки в них отсутствует. Такое строение обычно характерно для пор, образующихся в тонкой кутикуле (Ragetli et al., 1972; Williams et al., 1974) и обусловлено, по-видимому, ее изотропными свойствами. Строение кутикулы у *Drosera* принципиально отличается от кутинизированной оболочки у *Drosophyllum lusitanicum*, где толщина кутикулы в 6—10 раз больше (Муравник, Иванова, 2002), а в составе кутинизированной стенки присутствуют микрофибриллы целлюлозы. Неоднородность химического состава кутинизированной стенки *D. lusitanicum* определяет анизотропные свойства покрова и создает предпосылки для формирования пор с неровными контурами. D . Joel и B. Juniper (1982) считают, что разные типы кутикулярных пор возникают одинаковым способом, но видимые различия между ними обуслов-

зены реакцией кутикулы разной толщины и химического состава на одинаковое растяжение. Анализируя строение кутикулы у всех изученных видов *Drosera*, мы обнаружили довольно высокую корреляцию между ее толщиной и диаметром возникающих пор: чем больше толщина кутикулы, тем более крупные поры в ней формируются. По-видимому, установленная нами закономерность, отражающая механические свойства кутикулы, косвенно подтверждает разницу в ее составе (качественном или количественном), специфичном для каждого вида.

Таким образом, в результате настоящего исследования расширилось число видов *Drosera*, у которых описана морфология краевых волосков листовой пластинки. Нами установлено, что этот признак специфичен на уровне секции. Исключение составляет лишь секция *Drosera*, в которой железистые волоски оказались как радиально, так и билатерально симметричными. Довольно стабильными для секции признаками являются размеры головки железистых волосков и строение кутикулы секреторных клеток. Обнаружение новых таксоноспецифических признаков у разных видов *Drosera* будет способствовать уточнению положения этих видов в системе.

Благодарности

Автор благодарит А. Н. Иванову за техническую помощь, оказанную при выполнении настоящего исследования, и А. Е. Васильева за критические замечания, высказанные при обсуждении рукописи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-48806).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Муравник Л. Е., *Васильев А. Е.*, *Потапова Я. Ю.* Ультраструктурные аспекты функционирования пищеварительных железок *Aldrovanda vesiculosa* L. // Физиол. раст. 1995. Т. 42. № 1. С. 5—13.

Муравник Л. Е., *Иванова А. Н.* Ультраструктурная характеристика секреторных клеток листовых железок растений *Droseraceae* в связи с синтезом нафтохинонов. 1. Вакуоли и клеточная оболочка // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 11. С. 16—25.

Муравник Л. Е., *Иванова А. Н.* Сравнительная характеристика пластид железистых волосков представителей рода *Drosera* (*Droseraceae*) в связи с синтезом нафтохинонов // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 4. С. 543—557.

Alvin K. L., *Dalby D. H.*, *Oladele F. A.* Numerical analysis of cuticular characters in *Cupressaceae* // The plant cuticle / Ed. by D. F. Cutler, K. L. Alvin, C. E. Price. London, 1982. Ser. 10. P. 379—396.

Candolle A. P. de. *Droseraceae* // Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. 1824. Vol. 1. P. 317—320.

Culham A., *Gornall R. J.* The taxonomic significance of naphthoquinones in the *Droseraceae* // Biochem. Syst. And Ecol. 1994. Vol. 22. N 5. P. 507—515.

DeBuhr L. E. Sectional reclassification of *Drosera* subgenus *Ergaleium* (*Droseraceae*) // Austral. J. Bot. 1977. Vol. 25. P. 209—218.

Diels L. Droseraceae / Ed. by A. Engler. Das Pflanzenreich Leipzig, 1906. Bd 26. S. 1—136.

Durand R., *Zenk M. H.* The homogentisate ring-cleavage pathway in the biosynthesis of acetate-derived naphthoquinones of the *Droseraceae* // Phytochem. 1974. Vol. 13. N 8. P. 1483—1492.

Fahn A. Structure and function of secretory cells // Adv. Bot. Res. 2000. Vol. 31. P. 37—75.

Heslop-Harrison Y. Enzyme secretion and digest uptake in carnivorous plants. Perspectives in experimental biology / Ed. by N. Sundersland. Oxford; New York, 1976. Vol. 2. P. 463—476.

Holloway P. J. Structure and histochemistry of plant cuticular membranes: an overview. The plant cuticle / Ed. by D. F. Cutler, K. L. Alvin, C. E. Price. London, 1982. Vol. 10. P. 1—32.

Joel D. M., *Juniper B. E.* Cuticular gaps in carnivorous plant glands. The plant cuticle / Ed. by D. F. Cutler, K. L. Alvin, C. E. Price. London; New York, 1982. Vol. 10. P. 121—130.

Juniper B. E., *Robins R. J.*, *Joel D. M.* The carnivorous plants. London, 1989. 353 p.

Langer R., *Pein I.*, *Kopp B.* Glandular hairs in the genus *Drosera* (*Droseraceae*) // Pl. Syst. Evol. 1995. Vol. 194. P. 163—172.

Marchant N. G., Aston H. I., George A. S. Droseraceae // Flora of Australia. G.A.S. Canberra, 1982. Vol. 8. P. 9—64.

Planchon J. E. Sur la famille des Droseracées // Ann. Sci. Nat. Bot. Sér. 3. 1848. Vol. 9. P. 79—98, 185—207, 285—309.

Ragetli H. W. J., Weintraub M., Lo E. Characteristics of *Drosera* tentacles. I. Anatomical and cytological detail // Can. J. Bot. 1972. Vol. 50. N 1. P. 159—168.

Rivadavia F., Kondo K., Kato M., Hasebe M. Phylogeny of the sundews, *Drosera* (*Droseraceae*), based ochloroplast *rbcL* and nuclear 18S ribosomal DNA sequences // Amer. J. Bot. 2003. Vol. 90. N 1. P. 123—130.

Seine R., Barthlott W. On the morphology of trichomes and tentacles of *Droseraceae* Salisb. // Beitr. Biol. Pflanzen. 1993. Bd 67. S. 345—366.

Seine R., Barthlott W. Some proposals on the infrageneric classification of *Drosera* L. // Taxon. 1994. Vol. 43. N 4. P. 583—589.

Theobald W. L., Krahulik J. C., Rollins R. C. Trichome description and classification. Anatomy of the dicotyledons / Ed. by C. R. Metcalfe, L. Chalk. Oxford, 1979. P. 40—53.

Williams S. E., Albert V. A., Chase M. W. Relationships of *Droseraceae*: a cladistic analysis of *rbcL* sequence and morphological data // Amer. J. Bot. 1994. Vol. 81. N 8. P. 1027—1037.

SUMMARY

The tentacle morphology and cuticle ultrastructure in 36 *Drosera* species of 15 sections was studied, aiming at more precise taxonomy of the genus *Drosera*. According to data obtained the following conclusion is made: *Arachnopus*, *Cripterisma*, *Vagae*, *Phycopsis*, *Ergaleium*, *Erythrorhizae*, *Stoloniferae* sections and *Regiae* subgenus include plants with a radial symmetric head of tentacle and are more ancient; *Drosera*, *Proliferae*, *Stelogyne*, *Bryastrum*, *Lamprolepis*, *Thelocalyx* and *Lasiocephala* sections with a bilateral symmetric head of tentacle are more advanced. The cuticle of secretory cells has taxon-specific characteristics, which are: the cuticle thickness, the formation of epicuticular wax, lamellae and dendrites. The analysis of literature and results of the present research allowed us to conclude, that the revision of both *Drosera* and *Lasiocephala* sections is necessary because of the heterogeneity of the morphology of marginal tentacles and/or cuticle structure. The positive correlation between the cuticle thickness and the diameter of the cuticular pores is established for all the studied species.

УДК 581.3 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 12

© И. М. Кравкина, Н. К. Котеева

СТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В КЛЕТКАХ СЕМЕНИ *TULIPA TARDA* (*LILIACEAE*) В ПРОЦЕССЕ ДОРАЗВИТИЯ ПРИ ХОЛОДНОЙ И ТЕПЛОЙ СТРАТИФИКАЦИИ. I. ЭПИДЕРМА СЕМЯДОЛИ ЗАРОДЫША

I. M. KRAVKINA, N. K. KOTEYEVA. STRUCTURAL CHANGES IN THE CELLS OF *TULIPA TARDA* (*LILIACEAE*) SEED DURING THE EMBRYO DEVELOPMENT UNDER COLD AND WARM STRATIFICATION. I. EPIDERMAL CELLS OF THE EMBRYO COTYLEDONS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: kravkina@IK5718.spb.edu
Поступила 30.12.2004

Изучены изменения структуры эпидермальных клеток семядоли зародыша *Tulipa tarda* в процессе его доразвития в условиях теплой и холодной стратификации. Показано, что уже после 24 ч замачивания в клетках эпидермы значительно изменяется структура ядерного аппарата, хондриома и пластидома. Через 72 ч в обоих условиях стратификации структура клеток эпидермы семядолей практически не различается в тепле и в холоде. Активизируются ядрышковый аппарат и аппарат Гольджи, значительно снижается содержание липидов в цитоплазме, в пластидах накапливается крахмал. Плазмалемма, прилегающая к наружной клеточной стенке, становится извилистой и образует мультиве-

кулярные тела. Эти изменения в структуре эпидермальных клеток семядоли зародыша *T. tarda* свидетельствуют об активизации в них метаболических процессов, связанных как с транспортом в семядолю из эндоспермальной полости, так и с мобилизацией собственных запасных веществ зародыша. В условиях теплой стратификации через 20—25 дней рост зародыша *T. tarda* прекращается. Через 40—50 дней в условиях холодной стратификации в первой трети семядоли (ближе к ее основанию) наблюдаются деления клеток эпидермы и коровой паренхимы, в результате которых образуются комплексы таблитчатых клеток. В клетках эпидермы семядоли зародыша *T. tarda* до окончания доразвития активно развивается белоксинтезирующий аппарат. Доразвитие зародыша завершается через 55—70 дней холодной стратификации, когда семядоля зародыша достигает длины эндосперма семени. К окончанию доразвития длина зародыша семени *T. tarda* увеличивается в 4 раза как за счет продольного роста части клеток зародыша, так и за счет образования комплексов таблитчатых клеток. Обсуждается влияние условий стратификации семени *T. tarda* на структурно-функциональные особенности процесса доразвития зародыша.

Ключевые слова: покой, низкие температуры, стратификация, семя, зародыш, семядоля, эпидерма, ультраструктура, *Tulipa tarda*.

Семена, характеризующиеся морфофизиологическим типом покоя, имеют недоразвитый зародыш, размеры которого малы по сравнению с размерами семени. Прорастание таких семян не начнется до тех пор, пока в них не завершится доразвитие зародыша. Этот процесс возможен только при теплой и/или холодной стратификации разной продолжительности. Биология развития семян с морфофизиологическим типом покоя в зависимости от условий и продолжительности стратификации, а также условий нарушения этого типа покоя хорошо изучены (Николаева, 1967, 1993; Николаева и др., 1999; Baskin, Baskin, 1998). Однако особенностям изменения структуры зародыша в процессе развития семени с морфофизиологическим типом покоя при стратификации посвящено небольшое число работ. В частности, на уровне светового микроскопа было изучено доразвитие зародышей *Fraxinus excelsior* (Хашес, Юрковская, 1966), *Acer tataricum* (Лодкина и др., 1971), *Aconitum soongaricum* (Поздова и др., 1998) в разных условиях стратификации. Воздействие теплой и холодной стратификации на ультраструктуру клеток зародышевой оси и апикальных меристем зародыша описано для семян с глубоким простым морфофизиологическим типом покоя только у *Fraxinus excelsior* (Villiers, 1971), *Taxus mairei* (Chien et al., 1998), *Euonymus europaea* (Алексеева, 1975а, б), доразвитие зародыша которых проходит в условиях теплой стратификации. Для семян с глубоким сложным морфофизиологическим типом покоя такие исследования не проводились. Этот тип покоя характерен для семян *Tulipa tarda* (Николаева, 1967), доразвитие зародыша которых требует длительного воздействия пониженной температуры (0—+10 °С) (Иванова, 1973; Разумова, Поздова, 1997).

Известно, что в процессе доразвития происходит значительный рост зародыша как за счет потребления собственных резервов, так и запасных веществ эндосперма, которые транспортируются к зародышу по апоплазме. Механизм переноса питательных веществ через плазмалемму клеток эпидермы семядоли зародыша в процессе его доразвития не исследован. Такой механизм был изучен у бобовых только при росте зародыша семени, формирующегося на материнском растении (Tegeder et al., 1999, 2000). Было показано, что в поглощении веществ, в частности сахарозы и аминокислот, основную роль играют эпидермальные клетки семядолей зародыша, через которые идет активный энергозависимый H^+-котранспорт через транспортеры (Tegeder et al., 1999, 2000). При этом часто эпидермальные клетки становятся передаточными, их наружная периклинальная клеточная стенка образует развитую систему лабиринтов, увеличивающих ее активную поверхность (Weber et al., 1997; Tegeder et al., 1999; Offler et al., 2003).

Цель данной работы — изучить изменения ультраструктуры клеток эпидермы семядоли зародыша *T. tarda* в процессе его доразвития при холодной и теплой стра-

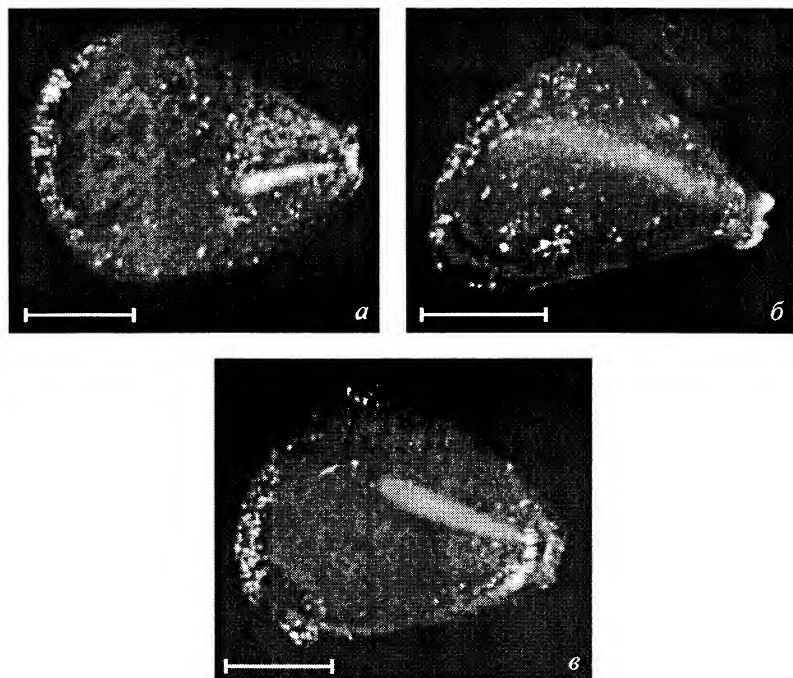
тификации. Клетки эпидермы представляют особый интерес для исследования как пограничные с эндоспермальной полостью, через которую из эндосперма поступают растворенные в воде основные питательные вещества.

Материал и методика

Семена *Tulipa tarda* (тюльпан поздний) были собраны 17.07.2003 с растений, произрастающих в открытом грунте Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург). *T. tarda* является удобным объектом для решения поставленных в исследовании задач, поскольку имеет прозрачный эндосперм (см. рисунок, *а—в*), что позволило измерить размеры зародыша под бинокулярным микроскопом (МБС-1).

Эксперименты по холодной и теплой стратификации были проведены в 4 повторностях. Семена замачивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге 24 ч в тепле при +22 ± 1 °С. Затем часть чашек Петри с семенами переносили в холодильник с постоянной температурой +3 ± 1 °С (холодная стратификация), часть — в термостат с постоянной температурой +22 ± 1 °С (теплая стратификация).

Фиксации зародышей *T. tarda* для проведения электронно-микроскопических исследований были проведены на следующих стадиях: сухое семя, после 24 ч замачивания семени в тепле, после 72 ч стратификации семени в холоде и в тепле на начальной стадии доразвития зародыша и далее через каждые 10 дней с момента переноса в тепло и холод до завершения доразвития (55—70 дней).



Семена *Tulipa tarda* через 24 ч замачивания при +22 °С (*а*), после 60 дней холодной стратификации при +3 °С после окончания процесса доразвития и переходе к прорастанию (*б*) и после 60 дней теплой стратификации при +22 °С (*в*).

Масштабные линейки: *а—в* — 2 мм.

Извлеченные из семени зародыши фиксировали 24 ч при температуре 3 °С в смеси 2%-х растворов глутаральдегида и параформальдегида в 0.05 М буфере PIPES (pH 7.4); постфиксацию проводили в 2%-м растворе четырехокиси осмия на фосфатном буфере (pH 8.0) в продолжении 10—12 ч. Фиксированный материал обезвоживали в серии спирта и ацетона и заливали в смесь эпоксидных смол Spurr's или Эпон-Аралдит. Ультратонкие срезы контрастировали на электронно-микроскопических сетках уранилацетатом и цитратом свинца в течение 5—10 мин. Срезы изучали и фотографировали под трансмиссионным электронным микроскопом Hitachi-600. Полутонкие срезы зародышей семени *T. tarda* толщиной 1—2 мкм изготавливали с помощью пирамитома LKB. Срезы окрашивали на предметных стеклах толуидиновым синим, фотографировали под световым микроскопом Axioskop 2.

При морфометрической обработке использовали снимки полутонких срезов зародышей семени и ультратонких срезов клеток эпидермы семядоли зародыша. Площадь срезов клеток и органелл определяли на переведенных в цифровую форму фотографиях с использованием компьютерной программы анализа изображения ImageTool (UTHSCSA). Парциальный объем крахмала в пластиде вычисляли как отношение их площадей. Полученные данные анализировали с использованием программы Microsoft Excel 7.0. Достоверность различий оценивалась по t -критерию для 5%-го уровня значимости.

Для удобства описания в тексте приводятся числовые данные без ссылок на то, что они получены на срезах, а сроки фиксаций — без упоминания о длительности замачивания.

Результаты исследования

Морфология и анатомия зародыша семени Tulipa tarda в процессе доразвития зародыша

Зародыш семени *T. tarda* — линейный, длиной 1.6 мм, что составляет около 1/4 от длины эндосперма (см. рисунок, *а*; таблицу). В зародыше, кроме зачаточной апикальной меристемы побега, различимы зачаточные органы — семядоля и зародышевый корешок (табл. I, *а*). Проводящая система зародыша не дифференцирована, имеется прокамбиальный пучок, состоящий из вытянутых вдоль продольной оси зародыша клеток. В процессе доразвития при холодной стратификации длина зародыша увеличивается почти в 4 раза и становится равной длине эндосперма — около 6 мм (см. рисунок, *б*; таблицу). Размеры зародыша увеличиваются за счет роста семядоли. Апикальная меристема и зачаточный корень не изменяются во время доразвития. Длина семядоли увеличивается как за счет продольного роста части клеток зародыша, так и за счет образования комплексов таблитчатых клеток в линейных рядах клеток эпидермы и коровой паренхимы. Комплексы таблитчатых клеток формируются в результате деления клеток в плоскости, перпендикулярной длинной оси зародыша, без их последующего существенного роста. Одновременно на стадии делений клеток семядоли (на 40—50 день холодной стратификации) от кончика семядоли начинается дифференциация проводящих элементов центрального цилиндра — сначала сосудов, затем ситовидных элементов. К моменту прорастания семени в проводящем цилиндре различимы дифференцированные ситовидные элементы и сосуды. При теплой стратификации доразвитие зародыша не завершается (см. рисунок, *в*; таблицу), его проводящая система не дифференцирована и

Некоторые количественные характеристики клеток эпидермы семядолей зародыша семени *Tulipa tarda* на разных стадиях доразвития в условиях теплой и холодной стратификации

Стадии, на которых проводились измерения	Длина эндосперма к длине зародыша, мм	Число клеток эпидермы на продольном срезе семядоли зародыша	Площадь продольного среза клетки, мкм^2	Длинная ось продольного среза клетки, мкм	Короткая ось продольного среза клетки, мкм	Толщина наружной клеточной стенки, мкм	Парциальный объем крахмала на срезе пластиды, %
Сухое семя	6.13 ± 0.17 / 1.57 ± 0.12	54.8 ± 0.8	418.4 ± 26.9	25.3 ± 1.9	17.39 ± 0.8	1.43 ± 0.06	0
После 24 ч замачивания семени	6.33 ± 0.13 / 1.63 ± 0.11	59.2 ± 0.5	476.2 ± 20.5	27.2 ± 1.7	19.3 ± 0.6	1.83 ± 0.05	29.6 ± 5.40
72 ч холодной стратификации	6.44 ± 0.13 / 2.00 ± 0.13	58.3 ± 0.2	595.4 ± 26.5	28.2 ± 1.7	23.3 ± 1.0	2.19 ± 0.12	24.76 ± 3.15
72 ч теплой стратификации	6.35 ± 0.12 / 2.06 ± 0.13	53.0 ± 1.5	547.3 ± 27.8	28.1 ± 1.5	21.3 ± 0.5	1.88 ± 0.11	19.48 ± 4.01
60 дней холодной стратификации	6.38 ± 0.15 / 6.13 ± 0.13	120.6 ± 0.9	841.2 ± 30.7* 288.7 ± 9.5**	40.0 ± 1.9* 12.1 ± 0.5**	24.6 ± 0.8* 26.4 ± 0.5**	1.5 ± 0.05* 1.4 ± 0.05**	3.05 ± 0.08* 0.92 ± 0.10**
60 дней теплой стратификации	6.10 ± 0.10 / 3.69 ± 0.10	60.7 ± 1.0	779.7 ± 25.7	43.1 ± 1.6	22.8 ± 0.6	1.54 ± 0.13	0

Примечание. * — основные клетки эпидермы, ** — таблитчатые клетки эпидермы.

состоит из удлиненных прокамбиальных клеток. Комплексы таблитчатых клеток не формируются, рост клеток вдоль продольной оси происходит равномерно по всей длине семядоли.

Ультраструктура клеток эпидермы семядоли зародыша T. tarda

Сухое семя. Эпидерма семядоли сухого семени *T. tarda* состоит из слегка вытянутых вдоль центральной оси зародыша клеток, среднее значение площади которых составляет около 420 мкм^2 (см. таблицу). Наружная клеточная стенка значительно утолщена (табл. I, *б*; см. таблицу) и покрыта тонкой (от 0.03 до 0.05 мкм) гомогенной кутикулой. Крупное ядро округлой формы занимает центральное положение; хроматин сильно конденсирован, встречаются небольшие ядрышки (табл. I, *б*). Гиалоплазма плотная, с многочисленными свободными рибосомами (табл. I, *в*). Мелкие вакуоли с хлопьевидными включениями распределены по всему объему цитоплазмы. Пластиды и митохондрии собраны в группы; на продольный срез клетки обычно приходится по 3—5 таких скоплений (табл. I, *б*). В группу может входить до 10 пластид и до 30—35 митохондрий, достаточно плотно прилегающих друг к другу (табл. I, *б*, *в*). Небольшие пластиды, среднее значение площади которых равно 1.16 мкм^2, округлые или чашевидной формы, содержат редкие одиночные тилакоиды и крупные электронно-светлые пластоглобулы (табл. I, *в*). В инвагинациях пластид часто располагаются митохондрии. Митохондрии округлые с просветленным матриксом и немногочисленными уплощенными кристами (табл. I, *в*), среднее значение их площади — 0.32 мкм^2. Основной объем цитоплазмы заполняют мелкие электронно-плотные липидные капли (табл. I, *б*, *в*).

Через 24 ч замачивания семени площадь эпидермальных клеток увеличивается и составляет в среднем 476 мкм^2 (см. таблицу). Наружная клеточная стенка незначительно утолщается (см. таблицу). Очертания ядра становятся волнистыми, встречаются и слаболопастные ядра. Конденсация хроматина в них заметно снижается. Органеллы распределены по всему объему цитоплазмы (табл. I, *г*). Изменений в структуре митохондрий не отмечено, их размеры увеличиваются в 1.4 раза, среднее значение площади составляет 0.43 мкм^2. Размеры пластид не изменяются. В них появляются крупные крахмальные зерна, занимающие в среднем 30 % от объема пластид (табл. I, *г*; см. таблицу). По визуальной оценке, изменения числа органелл в исследуемых клетках не наблюдается. Липидные капли просветляются и распределяются по всему объему цитоплазмы (табл. I, *г*).

Через 72 ч холодной и теплой стратификации площади клеток эпидермы увеличиваются незначительно по сравнению с предыдущей стадией (см. таблицу). В кутикуле отмечаются поры-перерывы (0.01—0.02 мкм в диам.), заполненные фибриллярным материалом, схожим с материалом клеточной стенки (табл. II, *а*). Толщина наружной клеточной стенки достоверно не меняется ни в холоде, ни в тепле (см. таблицу). Прилегающая к наружной клеточной стенке плазмалемма становится извилистой, часто она образует мультивезикулярные тела (ломасомы) (табл. II, *б*). В экстраплазматическом пространстве изредка выявляются плотные осмиофильные включения. Ядра округлые, в них преобладает диффузный хроматин (табл. II, *г*, *ж*). На срезе ядра обычно видны 2—3 крупных ядрышка, большую часть объема которых занимает гранулярный компонент (табл. II, *в*). Размеры пластид увеличиваются до 1.5—1.6 мкм^2, строма просветляется (табл. II, *д*, *ж*). Парциальный объем крахмала в пластиде уменьшается и составляет в среднем около 20 % в обоих условиях стратификации (см. таблицу). Размеры митохондрий не изменяются, система крист выглядит более развитой (табл. II, *д*, *е*). Чаще встреча-

ются диктиосомы (табл. II, *е*). Отдельные цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР) выявляются крайне редко. Содержание липидов в цитоплазме снижается; липидные капли распределены по всему ее объему (табл. II, *д*, *е*).

Через 20—25 дней теплой стратификации длина зародыша равна в среднем 3.2 мм, что составляет около 1/2 от его окончательных размеров. Структура органелл клеток эпидермы на этом этапе свидетельствует об их неактивном состоянии. ГЭР и диктиосомы встречаются редко. В ядрышках до 95 % площади занимает фибриллярный компонент (табл. III, *б*). Необходимо отметить достаточно высокое содержание липидных капель в цитоплазме и крахмала в пластидах (табл. III, *а*). До окончания эксперимента значительных изменений в размерах и анатомическом строении зародыша, а также ультраструктуре клеток эпидермы не наблюдалось.

Через 20—25 дней холодной стратификации средняя длина зародыша только 2.2 мм. В эпидермальных клетках отмечается повышенная активность белоксинтезирующего аппарата: свободные рибосомы собраны в полисомы, сильно развит ГЭР, в ядрышках преобладает гранулярный компонент.

Через 40—50 дней холодной стратификации длина зародыша составляет в среднем 3.2 мм, т. е. становится равной длине, которой зародыш достигает через 20—25 дней теплой стратификации. На этой стадии доразвития во всех тканях семядоли, включая центральный цилиндр, наблюдаются профили делящихся клеток (табл. III, *в*). Деления обнаруживаются преимущественно в нижней (у основания) трети семядоли. Иногда в процессе деления находятся одновременно 2—3 соседние клетки ряда. Веретено деления располагается всегда вдоль длинной оси клеток, в результате чего формируются продольные ряды. На этой стадии отмечается наиболее сильное развитие белоксинтезирующего аппарата во всех клетках эпидермы семядоли; гранулярный компонент ядрышка составляет до 80 % от его общего объема (табл. III, *г*). Содержание липидов в цитоплазме и крахмала в пластидах снижается.

Через 55—70 дней теплой стратификации длина зародыша составляет 3.5 мм (см. таблицу), среднее значение площади клеток эпидермы — 770 мкм^2. Площадь и длина эпидермальной клетки возрастают в 1.6—1.8 раза по сравнению с ее размерами после 24 ч замачивания (см. таблицу). Толщина их наружных клеточных стенок не изменяется (см. таблицу). Ультраструктура клеток эпидермы мало отличается от описанной для стадии 20—25 дней теплой стратификации. В ядрышках преобладает фибриллярный компонент. Эндоплазматический ретикулум представлен редкими короткими цистернами гранулярного типа. Немногочисленные диктиосомы состоят из 4—5 цистерн и небольшого числа мелких пузырьков. Пластиды немного крупнее, чем в холоде (табл. IV, *в*). Крахмал в пластидах отсутствует. Размеры митохондрий достоверно не изменяются по сравнению с 20—25 днями теплой стратификации. Вакуоли незначительно укрупняются, число их заметно не меняется. Липидные капли мелкие, электронно-плотные, неправильной формы, распределяются по всему объему цитоплазмы (табл. III, *в*).

Через 55—70 дней холодной стратификации семядоля зародыша *T. tarda* достигает длины эндосперма семени и составляет 6.1 мм (см. таблицу), т. е. процесс доразвития завершается. При этом в результате пролиферации клеток эпидермы и паренхимы число клеток в продольных рядах увеличивается. В частности, число клеток эпидермы возрастает более чем в 2 раза и становится равным 121 (см. таблицу). На этой стадии развития зародыша на продольном срезе семядоли наблюдаются сформированные комлексы таблитчатых клеток в эпидерме и паренхиме (табл. III, *д*). Такие комплексы распределяются по длине семядоли неравно-

мерно. В основном они сосредоточены в основании семядоли, при этом частота их встречаемости снижается в направлении кончика. На продольном срезе эпидермальные таблитчатые комплексы насчитывают в среднем 8—10 клеток. Среднее значение площади таблитчатых клеток эпидермы составляет 289 мкм^2, а площадь основных клеток эпидермы больше в 2.9 раза за счет их длинной оси и составляет 840 мкм^2. Площадь и длина основных эпидермальных клеток возрастают в 1.5—1.8 раза по сравнению с их размерами после 24 ч замачивания (см. таблицу). Толщина их наружных клеточных стенок не изменяется (см. таблицу).

Ядрышковый аппарат в основных клетках эпидермы сохраняет все структурные признаки активного состояния, описанные выше для стадии 40—50 дней холодной стратификации. Цитоплазма насыщена большим количеством рибосом, собранных в полисомы. Наблюдается сильно развитый ГЭР, цистерны которого часто располагаются параллельно друг другу в группах из 4—6 элементов (табл. IV, *а*). Аппарат Гольджи представлен большим количеством диктиосом, состоящих из 5—7 цистерн, отчленяющих множество пузырьков. Размеры пластид увеличиваются незначительно по сравнению с предыдущими стадиями (см. таблицу). Строма пластид плотная, в ней наблюдаются небольшие (3 % от объема пластиды) крахмальные зерна (табл. IV, *а*; см. таблицу), тилакоидная система не развита. Следует отметить, что по сравнению с клетками эпидермы в пластидах клеток паренхимных тканей на этой стадии содержание крахмала выше, особенно в верхней части семядоли. Митохондрии укрупняются, среднее значение их площади достигает 0.52 мкм^2. Вакуолизация эпидермальных клеток несколько возрастает, но размеры вакуолей практически не меняются. Липидных капель становится меньше, часто они образуют скопления.

В отличие от основных, клетки эпидермы, входящие в состав таблитчатых комплексов, не содержат развитого ГЭР; наблюдаются лишь его отдельные цистерны. Пластиды таблитчатых клеток мельче почти в 2 раза, крахмал в них практически отсутствует, часто наблюдаются скопления мелких пластоглобул (табл. IV, *б*; см. таблицу). Степень вакуолизации таблитчатых клеток гораздо ниже, чем основных. Липидные капли встречаются редко и располагаются вдоль клеточных стенок (табл. IV, *б*).

Обсуждение результатов

Зародыш сухого семени *Tulipa tarda* дифференцирован на зародышевый корешок, зачаточную апикальную меристему побега и семядолю. Основные изменения во время процесса доразвития происходят в структуре семядоли, за счет роста которой и увеличиваются размеры зародыша. В клетках семядоли зародыша *T. tarda* откладываются запасные вещества, которые представлены только липидами. Следует отметить, что в недоразвитых зародышах сухих семян *Euonymus europaea* (Алексеева, 1975а) и *Taxus mairei* (Chien et al., 1998) вместе с липидами наблюдаются и белковые тела. Именно запасающая функция клеток зародышей *E. europaea*, по мнению Х. А. Алексеевой (1975а), определяет характер их ультраструктуры — слабое развитие основных органелл, что является признаком меристематичности клеток. Однако в цитозоле эпидермальных клеток *T. tarda*, напротив, наблюдаются крупные скопления митохондрий и пластид. Такие скопления органелл для семядолей зародышей сухих семян в подобных исследованиях ранее не описаны. Возможно, что наряду с уплотненным цитозолем и сильно конденсированным хроматином (Crèvecoeur et al., 1976; Dawidowicz-Grzegorzewska, 1997) объединение орга-

нелл можно рассматривать как показатель обезвоженности клетки. Тогда описываемое нами группирование основных клеточных органелл может быть дополнительной важной структурной характеристикой дегидратированных клеток *T. tarda*.

После 24 ч замачивания семян *T. tarda* в тепле в клетках эпидермы зародыша имеют место значительные изменения структуры ядра, а также структуры и распределения основных органелл. В пластидах появляются крупные крахмальные зерна, что свидетельствует о начале мобилизации запасных веществ зародыша. В ранее проводимых исследованиях зародышей семян *Panax ginseng* и *E. europaea* крахмал появлялся в семядолях этих семян только в ходе доразвития (Петровская, 1957; Николаева, 1967; Алексеева, 1975б). Вышесказанное позволяет предположить, что, вероятно, *T. tarda* свойственна более быстрая структурная реакция на замачивание в отличие от семени *E. europaea*, где первые признаки начала мобилизации белковых тел клеток коровой паренхимы зародышевой оси наблюдаются только после 70 ч замачивания, а структура и количество липидных тел не изменяются даже после 10 дней замачивания (Алексеева, 1975а). До настоящего времени быстрая структурная реакция при набухании семени была описана лишь для семян с неглубоким покоем или с отсутствием покоя (Durzan et al., 1971; Mansfield, Briarty, 1996).

Через 72 ч стратификации структура клеток эпидермы семядолей *T. tarda* практически не различается в тепле и в холоде. Активизируются ядрышковый аппарат и аппарат Гольджи, размеры митохондрий увеличиваются, в них развивается система крист, значительно снижается содержание липидов в цитоплазме, и незначительно — крахмала в пластидах. Плазмалемма становится извилистой, формируются мультивезикулярные тела, что, как известно, увеличивает активную поверхность плазмалеммы. Кроме того, имеются сведения, что именно в мультивезикулярных телах концентрируются аквапорины — поры, облегчающие прохождение воды через плазмалемму (Robinson et al., 1996). Таким образом, уже через 72 ч после начала стратификации в клетках эпидермы зародыша *T. tarda* обнаруживаются структурные особенности, свидетельствующие о наличии транспортных процессов в семядолю из эндоспермальной полости. Поры-перерывы в кутикуле, по-видимому, повышают проницаемость гидрофобной кутикулы. Многие авторы давно отметили, что именно семядоля выполняет роль гаустории как орган поглощения продуктов гидролиза запасных питательных веществ эндосперма (Хашес, Юрковская, 1966; Попцов и др., 1981). Необходимо подчеркнуть, однако, что у исследуемых клеток лабиринты наружных клеточных стенок не формируются, как это происходит в эпидерме клеток семядолей у представителей сем. *Fabaceae* в процессе формирования семени на материнском растении (Weber et al., 1997; Tegeder et al., 1999).

Итак, имеются основания полагать, что характер ультраструктуры эпидермальных клеток зародыша *T. tarda* через 72 ч в обоих условиях стратификации свидетельствует об активных метаболических процессах в них, связанных как с транспортом в семядолю из эндоспермальной полости, так и с мобилизацией собственных запасных веществ клеток семядоли зародыша. В целом полученные нами данные по изменению структуры исследуемых эпидермальных клеток демонстрируют начало ростовых процессов в зародыше семени *T. tarda* при доразвитии через 72 ч в обоих условиях стартификации.

Начальные этапы доразвития зародыша *T. tarda* , скорее всего, запускаются по достижении определенного уровня его оводненности. Свидетельством этому являются активизация метаболизма (по данным ультраструктуры) и рост зародыша и в холоде, и в тепле. Для семян с вынужденным покоем показано, что при отсутст-

вии лимитирующего действия внешних условий запуск метаболических систем (активация митохондриогенеза и дыхания, превращение аминокислот, синтез белков, транскрипция РНК, гидролиз запасных веществ) осуществляется по достижении пороговых для них уровней оводненности (Обручева, Антипова, 1997). Можно предположить, что активизация процессов метаболизма в зародыше происходит при достижении необходимой оводненности семени независимо от типа покоя и условий стратификации.

Зародыш семени тюльпана достигает длины около 3.2 мм на 40—50-й день холодной стратификации в результате увеличения размеров семядоли, которое происходит за счет равномерного роста всех клеток в длину. На этой стадии доразвития начинаются деления отдельных клеток эпидермы и паренхимы в нижней трети семядоли. И к концу доразвития общее число клеток эпидермы увеличивается в 2 раза, а в основании семядоли формируются комплексы таблитчатых клеток, форма которых объясняется незначительным их ростом после деления. Скорее всего, клетки претерпевают лишь 1—2 цикла деления. Об этом свидетельствует, во-первых, отсутствие общей оболочки (как описывается для связанных одним происхождением сестринских клеток) и, во-вторых, то, что на срезах встречаются по 2—3 соседних делящихся клетки при среднем числе 8—10 клеток в комплексе. В зависимости от вида растения деления клеток, связанные с ростом зародыша при доразвитии, могут происходить в различных тканях зародыша и в разное время в процессе стратификации, но в основном наблюдаются в гипокотиле (Николаева, 1967). Такие комплексы связанных общим происхождением клеток формируются в гипокотиле во время доразвития зародыша семян *E. europaea* при теплой стратификации, а также описаны в гипокотиле зрелого семени *Acer tataricum* (Лодкина, 1966; Лодкина и др., 1971). Их формирование является основой для быстрого прорастания зародыша за счет одновременного растяжения многих клеток (Лодкина и др., 1971). Действительно, по нашим данным, развитие зародыша, а в дальнейшем и прорастание семени у *T. tarda*, происходят за счет удлинения основания семядоли, где и образуются комплексы таблитчатых клеток. Комплексы клеток возникают на разных этапах развития зародыша — в процессе созревания семян на материнском растении или при доразвитии зародыша в определенных условиях стратификации. Так, у *E. europaea* формирование комплексов происходит при теплой стратификации, у *T. tarda* — только при холодной.

Ростовые процессы в зародыше *T. tarda* постепенно останавливаются в условиях теплой стратификации. Известно, что низкая температура является основным фактором для продолжения и завершения процессов доразвития семян с глубоким сложным морфофизиологическим покоем (Николаева, 1967; Иванова, 1973; Поздова и др., 1998). Однако механизмы действия низкой температуры практически не изучены. Имеются сведения о том, что процесс доразвития зародыша связан с нарушениями мобилизации питательных веществ эндосперма при изменении гормонального баланса в условиях теплой стратификации (Hepher, Roberts, 1985). Такое же заключение было сделано при изучении семян *Aconitum soongaricum* (Поздова и др., 1998, 2003). Высказано предположение, что в ходе процесса доразвития зародыша происходит «переключение» на интенсивное использование эндосперма. Остановка роста зародыша при неблагоприятной температуре (+22 °C) объясняется тем, что в тепле такое переключение происходит только частично и связано с низкой активностью ферментов, участвующих в процессе мобилизации запасных веществ (Поздова и др., 2003). Однако следует отметить, что через 55—70 дней в условиях теплой стратификации клетки семядоли зародыша *T. tarda* по-прежнему заполнены большим количеством липидов. Это означает, что резервы клеток не ис-

черпаны, и поступление или непоступление в них запасных веществ из эндосперма не может являться единственным лимитирующим фактором для продолжения роста зародыша. Таким образом, для *T. tarda* можно предположить наличие несколько иной регуляции процесса доразвития зародыша, чем для *A. soongaricum*. При обсуждении этого вопроса значительный интерес представляет связь начала пролиферации клеток семядоли с условиями стратификации. Критическим моментом процесса доразвития можно считать достижение зародышем длины 3.2 мм, когда в условиях теплой стратификации доразвитие зародыша останавливается, а в условиях холодной стратификации, по нашим данным, начинается стадия деления клеток основания семядоли. До этого момента развитие семядоли в тепле за счет роста клеток шло даже интенсивнее, чем в холоде. Можно предположить, что изменение гормонального баланса в определенных условиях стратификации влияет прямо или опосредованно именно на процессы пролиферации клеток. При этом необходимо подчеркнуть, что деления происходят во время доразвития зародыша, когда семя находится в состоянии покоя задолго до начала его прорастания.

При росте семядоли (до 20—25 дней в тепле и до конца доразвития в холоде) для клеток эпидермы семядоли зародыша *T. tarda* характерно сильное развитие белоксинтезирующего аппарата (крупные размеры и преобладание гранулярного компонента ядрышек, большая плотность распределения рибосом, собранных в полисомы, развитие гранулярного эндоплазматического ретикулума). Значительных изменений объема вакуома в эпидермальных клетках не наблюдается. Следовательно, увеличение размеров клеток в ходе доразвития в холоде происходит лишь за счет активного синтеза структурных компонентов клетки, поскольку центральная вакуоль в них не образуется.

В клетках зародыша *T. tarda* мы не встречали элементов агранулярного эндоплазматического ретикулума (АЭР), мощное развитие которого характерно для клеток *E. europaea* при холодной стратификации (Алексеева, 1975б). При этом следует учесть, что доразвитие зародыша *E. europaea* идет в тепле. Вероятно, активное развитие АЭР характеризует не процесс доразвития зародыша, а специфику действия холода. Х. А. Алексеева (1975б) предполагает связь между развитием АЭР и синтезом гиббереллина, который стимулирует прорастания семян *E. europaea* при холодной стратификации (прорастание идет только в холоде). У *T. tarda* АЭР в клетках эпидермы семядоли зародыша отсутствует, но, у него, как известно, и воздействие гиббереллина на процесс доразвития зародыша не выявлено.

Особого внимания заслуживает предположение, что доразвитие зародыша и прорастание семени в значительной мере обусловлены взаимодействием тканей зародыша и эндосперма (Хашес, Юрковская, 1966; Hepher, Roberts, 1985; Поздова и др., 2003). В следующей статье будут сопоставлены структурные изменения клеток эндосперма и зародыша при доразвитии зародыша семени *T. tarda* в условиях холодной и теплой стратификации, что позволит получить более ясные представления о механизмах влияния условий стратификации на процесс доразвития зародыша.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49494) и Фонда содействия отечественной науке.

Авторы выражают искреннюю благодарность Л. М. Поздовой и Н. В. Обручевой за прочтение работы, ценные советы и замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Х. А. Тонкая структура зародышей покоящихся семян *Euonymus europaea* L. // Бот. журн. 1975а. Т. 60. № 1. С. 40—45.

Алексеева Х. А. Влияние температуры на ультраструктуру клеток зародыша *Euonymus europaea* L. в процессе стратификации и прорастания семян // Бот. журн. 1975б. Т. 60. № 10. С. 1448—1456.

Иванова И. А. Внутрисеменной рост зародыша у тюльпанов // Бюл. Гл. Бот. сада. 1973. Вып. 90. С. 70—73.

Лодкина М. М. Развитие зародыша бересклета европейского *Euonymus europaea* L. в период стратификации семян // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 5. С. 649—659.

Лодкина М. М., Лящук А. И., Николаева М. Г. Анатомические изменения зародыша *Acer tataricum* L. при созревании и в процессе стратификации семян // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 3. С. 321—334.

Николаева М. Г. Физиология глубокого покоя семян. Л.: Наука. 1967. 206 с.

Николаева М. Г. Некоторые итоги изучения покоя семян // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 9. С. 1350—1368.

Николаева М. Г. Биология развития растений // Онтогенез. 1993. Т. 24. № 4. С. 75—86.

Николаева М. Г., Лянгузова И. В., Поздова Л. М. Биология семян. СПб., 1999. 232 с.

Обручева Н. В., Антипова О. В. Физиология инициации прорастания семян // Физиол. раст. 1997. Т. 44. № 2. С. 287—302.

Петровская Т. П. К вопросу о прорастании семян жень-шеня // Бюл. Гл. Бот. сада АН СССР. 1957. В. 27. С. 70—80.

Поздова Л. М., Бутузова О. Г., Титова Г. Е. Развитие зародыша в семенах с морфофизиологическим типом покоя на примере *Aconitum soongaricum* (*Ranunculaceae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 11. С. 63—74.

Поздова Л. М., Титова Г. Е., Бутузова О. Г. Особенности формирования и прорастания семян с морфофизиологическим типом покоя // Матер. третьей Междунар. конф. «Биологическое разнообразие. Интродукция растений». СПб., 2003. С. 350—352.

Попцов А. В., Некрасов В. И., Иванова И. А. Очерки по семеноведению. М., 1981. 112 с.

Разумова М. В., Поздова Л. М. О вторичном покое у семян с недоразвитым зародышем (на примере *Tulipa tarda*, *Liliaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 1. С. 62—66.

Роль температуры и фитогормонов в нарушении покоя семян / Под ред. М. Г. Николаевой. Л., 1981. 159 с.

Хашес Ц. М., Юрковская Н. С. Физиолого-биохимические изменения в семенах ясеня обыкновенного при стратификации // Рост и устойчивость растений. Киев, 1966. С. 68—74.

Baskin C. C., Baskin J. M. Seed: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. San Diego, London ets. 1998. 666 p.

Chien C.-T., Kuo-Huang L.-L., Lin T.-P. Changes in ultrastructure and abscisic acid level, and response to applied gibberellins in *Taxus mairei* treated with warm and cold stratification // Ann. Bot. 1998. Vol. 81. P. 41—47.

Crèvecoeur M., Deltour R., Bronchart R. Cytological study on water stress during germination of *Zea mays* // Planta. 1976. Vol. 132. N 1. P. 31—41.

Dawidowicz-Grzegorzewska A. Ultrastructure of carrot seeds during matriconditioning with Micro-Cel E // Ann. Bot. 1997. Vol. 79. P. 535—545.

Durzan D. J., Mia A. J., Ramaiah P. K. The metabolism and subcellular organization of the jack pine embryo (*Pinus banksiana*) during germination // Can. J. Bot. 1971. Vol. 49. N 6. P. 927—938.

Hepher A., Roberts J. A. The control of seed germination in *Trollius ledebouri*: the breaking of dormancy // Planta. 1985. Vol. 166. N 3. P. 314—320.

Mansfield S. G., Briarty L. G. The dynamics of seedling and cotyledon cell development in *Arabidopsis thaliana* during reserve mobilization // Intern. J. Plant Sci. 1996. Vol. 157. N 3. P. 280—295.

Offler C. E., McCurdy D. W., Patrick J. W., Talbot M. J. Transfer cells: cells specialized for a special purpose // Ann. Rev. Plant Biol. 2003. Vol. 54. N 1. P. 431—454.

Ogawa M., Hanada A., Yamauchi Y. et al. Gibberellin biosynthesis and response during arabidopsis Seed Germination // Plant Cell. 2003. Vol. 15. N 7. P. 1591—1604.

Robinson D. G., Sieber H., Kammerloher W., Schaffner A. R. PIP1 aquaporins are concentrated in plasmalemmasomes of *Arabidopsis thaliana* mesophyll // Plant Physiol. 1996. Vol. 111. N 2. P. 645—649.

Tegeder M., Wang X.-D., Frommer W. B. et al. Sucrose transport into developing seeds of *Pisum sativum* L. // Plant J. 1999. Vol. 18. N 2. P. 151—161.

Tegeder M., Offler C. E., Frommer W. B., Patrick J. W. Amino acid transportes are localized to transfer cells of developing pea seeds // Plant Physiol. 2000. Vol. 122. P. 319—325.

Villiers T. A. Cytological studies in dormancy. I. Embryo maturation during dormancy in *Fraxinus excelsior* // New Phytol. 1971. Vol. 70. N 4. P. 751—760.

Weber H., Borisjuk L., Sauer N., Wobus U. Role for sugar transporters during seed development: molecular characterization of a hexose and sucrose carrier in fava bean seeds // Plant Cell. 1997. Vol. 9. P. 895—908.

SUMMARY

Structural changes of the epidermal cells of *Tulipa tarda* embryo cotyledons during the embryo development under cold and warm stratification were investigated. It was shown that as early as after 24 h of imbibition, the structure of nuclear apparatus, chondriom and plastidom changed considerably to confirm the activation of metabolism. At the initial stages of the embryo development, after 72 h of stratification the structure of the cotyledon epidermal cells does not differ in the cold and warm. The nucleolus and Golgi apparatus are activated, the cytoplasmic lipid amount decreases, and the starch is accumulated in plastids. In addition, the plasma membrane becomes convoluted near the outer wall of the epidermal cell. These changes are the evidence of active metabolic processes in the epidermal cells of the embryo cotyledons, closely related with both transport from the embryo cavity to the cotyledon, and mobilization of the embryo reserves. The growth cessation is shown to take place after 20—25 days of warm stratification. In 40—50 days of cold stratification, the first divisions of epidermal and parenchyma cells are observed near the base of the cotyledon. As a result, the complexes of flat tablet-like cells are formed. The strong development of protein-synthesis apparatus is typical to the epidermis of the *T. tarda* embryo cotyledons beginning from this stage and to the final one, directly preceding the seed germination. The embryo development is completed in 55—70 days of the cold stratification, when the embryo cotyledon reaches length of the seed endosperm. By the completion of the embryo development, the embryo length in *T. tarda* seeds increases 4 times due to both longitudinal growth of some embryo cells (especially in the cotyledon top), and formation of the tablet-like cell complexes. The effect of seed stratification conditions to structural and functional features of *T. tarda* embryo development is discussed.

УДК 581.412 : 582.893.6 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 12

© С. Е. Петрова, Р. П. Барыкина

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ *SIUM LATIFOLIUM* И *SIUM SISAROIDEUM* (*APIACEAE*)

S. E. PETROVA, R. P. BARYKINA. COMPARATIVE BIOMORPHOLOGICAL ANALYSIS OF *SIUM LATIFOLIUM* AND *SIUM SISAROIDEUM* (*APIACEAE*)

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119992 Москва, Ленинские горы, биологический факультет, кафедра высших растений
Факс 8(095)939-18-27
E-mail: petrovasveta@list.ru
Поступила 26.05.2005

Проведено сравнительное биоморфологическое исследование вегетативных органов *Sium latifolium* и *S. sisaroideum*. Изученные виды отнесены к группе жизненных форм кистекорневых многолетних поликарпиков: с полурозеточными дициклическими монокарпическими побегами, мономорфными (водная форма) или диморфными (наземная форма) придаточными корнями и корневыми отпрысками — *S. latifolium*; с полурозеточными или удлиненными моно-, дициклическими или с неполным циклом развития монокарпическими побегами и специализированными утолщенными придаточными корнями — *S. sisaroideum*. Выявлен ряд макро- и микроскопических особенностей, которые расширяют биоморфологическую характеристику видов и могут быть использованы для их диагностики. Показано, что для гелофита *S. latifolium* характерна высокая вариабельность по степени рассеченности листовых пластинок и строению придаточных корней в зависимости от наземных или водных условий местообитания, а для гигрофита *S. sisaroideum* — пластичность в структуре стеблевой части главного побега.

Ключевые слова: биоморфологический анализ, экоформа, *Sium*, *Apiaceae*.

На территории России произрастает 5 видов рода *Sium*. Их характерной особенностью является приуроченность к увлажненным местообитаниям и мелководьям, вследствие чего эти растения являются объектами для изучения приспособительной эволюции жизненных форм к водной и околоводной среде. Биоморфологический подход может также способствовать уточнению систематики и филогении рода *Sium*.

Объектами нашего исследования стали *S. latifolium* L. и *S. sisaroideum* DC. Вид *S. latifolium*, относящийся к секции *Sium*, распространен почти на всей территории Европейской России и в Сибири, встречается также в Западной Европе, Казахстане и как заносное — в Австралии. Он обладает широкой экологической амплитудой, произрастает по берегам водоемов, на болотах, в стоячей и медленно текущей воде, легко образует водную, наземную и переходную экоформы. *S. sisaroideum* из секции *Sisarum* (Mill.) DC. тяготеет к южным районам России, распространен также в Европе, Юго-Западной и Средней Азии, на Кавказе, в Казахстане, Индии и Китае. Произрастает по сырым берегам водоемов, на заливных и солонцеватых лугах.

Традиционно для различения этих двух внешне сходных видов, помимо признаков строения плодов, используют такие особенности, как наличие у *S. latifolium* септированных черешков, а также присутствие в его листовой серии сильно рассеченных подводных листьев (Шишкин, 1950; Лисицина, Папченков, 2000, и др.); иногда в число диагностических признаков включают форму поперечного сечения стеблей и наличие у *S. sisaroideum* утолщенных придаточных корней (Пименов, 1996). Так как некоторые из перечисленных признаков связаны с экологической адаптацией вегетативной сферы растений, то их использование в качестве важных таксономических при отсутствии информации о других структурных особенностях растений (в частности о пластичности организации и закономерностях становления их жизненных форм в онтогенезе) требует, на наш взгляд, дополнительного морфолого-анатомического анализа. Однако такого рода комплексные исследования отсутствуют. Исключение составляют данные немецких ботаников начала прошлого века (Glük, 1911; Hegi, 1926), касающиеся развития побега у *S. latifolium*. Авторы, в частности, отмечают изменение степени рассеченности листьев в зависимости от наземных или водных условий произрастания, продолжительности сезонного развития растения. Вместе с тем в этих работах содержатся лишь краткие сведения о характере изменений корневой системы, внешнего габитуса растения.

Перед нами стояла задача провести сравнительное морфологическое исследование основных вегетативных органов *S. latifolium* и *S. sisaroideum* на разных этапах онтогенеза, определить черты структурного сходства и различия между видами, охарактеризовать их жизненные формы.

Материал и методика

Наблюдения за ростом и развитием *S. latifolium* и *S. sisaroideum*, сбор материала (с последующей фиксацией в 70%-м спирте для дальнейшей камеральной обработки) проводили в природе в течение вегетационного сезона 2003 г. в Тверской, Московской, Калужской и Воронежской областях (*S. latifolium*), в Воронежской обл. (*S. sisaroideum*).

Закономерности онтоморфогенеза

В жизненном цикле исследованных видов четко прослеживается 3 возрастных периода: латентный, виргинильный и генеративный.

Оба вида имеют сходное строение семени. Под семенной кожурой находится хорошо развитый эндосперм, содержащий в качестве запасного питательного вещества, как и у большинства зонтичных (Netolitzky, 1926), преимущественно белки и липиды. Зародыш прямой, дифференцированный на гипокотиль и 2 семядоли и апексы стебля и корня. Различия между видами касаются в первую очередь размеров семян и зародышей (табл. 1). *S. sisaroideum* присущи крупные семена и зародыш (размеры последнего более чем в 2 раза превышают таковые у *S. latifolium*). Важным показателем является соотношение длины зародыша и эндосперма. Это соотношение также больше у *S. sisaroideum*. У обоих видов всходы появляются после продолжительного воздействия холодных температур, при этом наиболее интенсивно — у *S. sisaroideum*. Однако в лабораторных условиях часть семян *S. latifolium* проросла без предварительной длительной стратификации, но после 2.5 мес. набухания при комнатой температуре (+25 °С) и воздействия холодом (–15 °С) в течение суток.

Прорастание надземное гипокотилярное. Семядоли обоих видов имеют сходное строение: ланцетовидную пластинку с перисто-петлевидным жилкованием и заостренной верхушкой, приблизительно равный или превышающий ее по длине черешок и чрезвычайно короткое основание. Видовые различия касаются в основном размеров семядолей, числа и интенсивности ветвления боковых жилок. Так, у *S. latifolium* семядольные пластинки имеют длину от 7 до 11 мм при ширине 2—3.5 мм, черешок достигает длины 10—15 мм; у *S. sisaroideum* размеры пластинки и черешка составляют соответственно 32—40, 3—4, 22—25 мм. Сеть вторичных жилок значительно сильнее развита в семядолях у последнего вида. Главный корень проростков *S. latifolium* в зоне поглощения имеет редкие корневые волоски, у *S. sisaroideum* они могут отсутствовать. С началом активного роста апекса стебля на гипокотиле близ корневой шейки и в семядольном узле закладываются придаточные корни (рис. 1, *А*; 2, *А*); корневая система становится аллогоморизной.

У ювенильных особей видовые различия проявляются резче. Главный побег *S. latifolium* в течение 1-го, а часто и 2-го года жизни сохраняет розеточное строение и резко выраженную гетерофиллию. Высокая вариабельность степени рассеченности листовой пластинки в значительной мере зависит от водных или наземных условий развития. У наземной экоформы первые листья с широкояйцевидной 3-раздельной или почти цельной пластинкой с крупно пильчатым краем постепенно сменяются листьями с 3-раздельной, а затем с непарноперисторассеченной листовой пластинкой, имеющей продолговато-яйцевидные, при основании неравнобокие, с пильчатым краем сегменты (рис. 1, *Б*). При развитии под водой наблюдаются усиление расчлененности листовой пластинки, изменение формы конечных сегментов, вплоть до узколинейной, что вызвано необходимостью увеличения ассимилирующей поверхности в условиях слабой освещенности (рис. 1, *В*). В черешке как подводных, так и надводных листьев уже в ювенильном состоянии хорошо различимы 2—3 септы (представляющие собой заполненные тканью участки полого рахиса с редуцированными боковыми сегментами).

В корневой системе на протяжении виргинильного периода все большее значение приобретают узловые придаточные корни, образующиеся как на метамерах побега нынешнего года, так и на прошлогодних метамерах, входящих в состав короткого корневища (рис. 1, *Г*, *Д*). У особей, развивающихся в воде или во влажном иле, такие активно формирующиеся и быстро обновляющиеся корни надежно закрепляют растения в грунте и поглощают минеральные вещества как из почвы, так и непосредственно из воды (Потапов, 1950; Agami, Weisel, 1986). Главный корень останавливается в росте, снижается интенсивность его ветвления, особенно у водной экоформы.

В генеративный период растения *S. latifolium* переходят на 2—3-м году жизни, при этом побег становится полурозеточным (рис. 1, *Е*). Структура же листовой пластинки может меняться в зависимости от степени погруженности растения в воду: от многократно непарноперисторассеченной на нитевидные доли пластинки у подводных листьев к просто перисторассеченной — у надводных листьев. У полностью наземных экоформ гетерофиллия выражена слабее: сильно рассеченные листья образуются у таких растений лишь весной, в самом начале развития побега (что, вероятно, связано с коротким световым периодом), на более поздних этапах они отмирают. Нижние и средние дефинитивные листья имеют от 5 до 9 пар боковых сегментов. В длинных цилиндрических черешках нижних стеблевых листьев (как подводных, так и надводных) имеется 4—7 септ, верхние стеблевые листья безчерешковые, с длинным влагалищем. В генеративном периоде проявляется вегетативная подвижность растения, связанная с земноводными условиями существования. Вегетативное размножение осуществляется посредством корневых отпрысков, развивающихся из придаточных почек на корнях и в дальнейшем отделяющихся от материнского растения.

В генеративном периоде становится отчетливо выражена зависимость строения придаточных корней от условий местообитания. Так, при произрастании растения в воде корни остаются мономорфными. Они мягкие, неопробковевшие, лишенные контрактильности и придаточных почек, часто фотосинтезирующие, образуются на всех подводных узлах побега. При произрастании растения на увлажненном, но не затопленном субстрате, корни приобретают функциональную специализацию и становятся диморфными. Одни сильно утолщаются в связи с функцией запасания питательных веществ, сморщиваются в результате контрактильной деятельности и опробковевают, другие остаются тонкими, слабо опробковевающими и выполняют функцию поглощения. Придаточные почки наблюдаются на корнях обоих типов.

У *S. sisaroideum* в виргинильном периоде онтогенеза возможно развитие 3 типов побегов: они могут быть розеточными (рис. 2, *Б*), как у *S. latifolium*, но чаще полурозеточными (рис. 2, *В*) или удлиненными. В последнем случае в них можно выделить гомофилльный плагиотропный участок с цельными листьями, образующийся в ювенильную фазу развития, и вышележащий ортотропный участок с перисторассеченными листьями, возникающий на поздних этапах виргинильного периода. Таким образом, гетерофиллия у данного вида четко характеризует отдельные этапы онтогенеза. Одновременно с развитием главного побега раскрывается одна из пазушных почек семядолей, образуя ортотропный розеточный побег, смещающий главный по-

ТАБЛИЦА 1

Особенности строения семян двух видов *Sium*

Виды	Зародыш	Семядоля	Осевая часть (корешок и гипокотиль)		Эндосперм	Отношение длины зародыша к длине эндосперма	Отношение длины семядоли к длине осевой части
	длина, мм	длина, мм	длина, мм	ширина, мм	длина, мм		
S. latifolium	0.72 ± 0.06	0.39 ± 0.05	0.38 ± 0.03	0.17 ± 0.01	2.16 ± 0.06	0.34 ± 0.03	1.03 ± 0.14
S. sisaroideum	1.58 ± 0.08	0.83 ± 0.03	0.77 ± 0.05	0.24 ± 0.03	2.8 ± 0.17	0.57 ± 0.02	1.1 ± 0.05

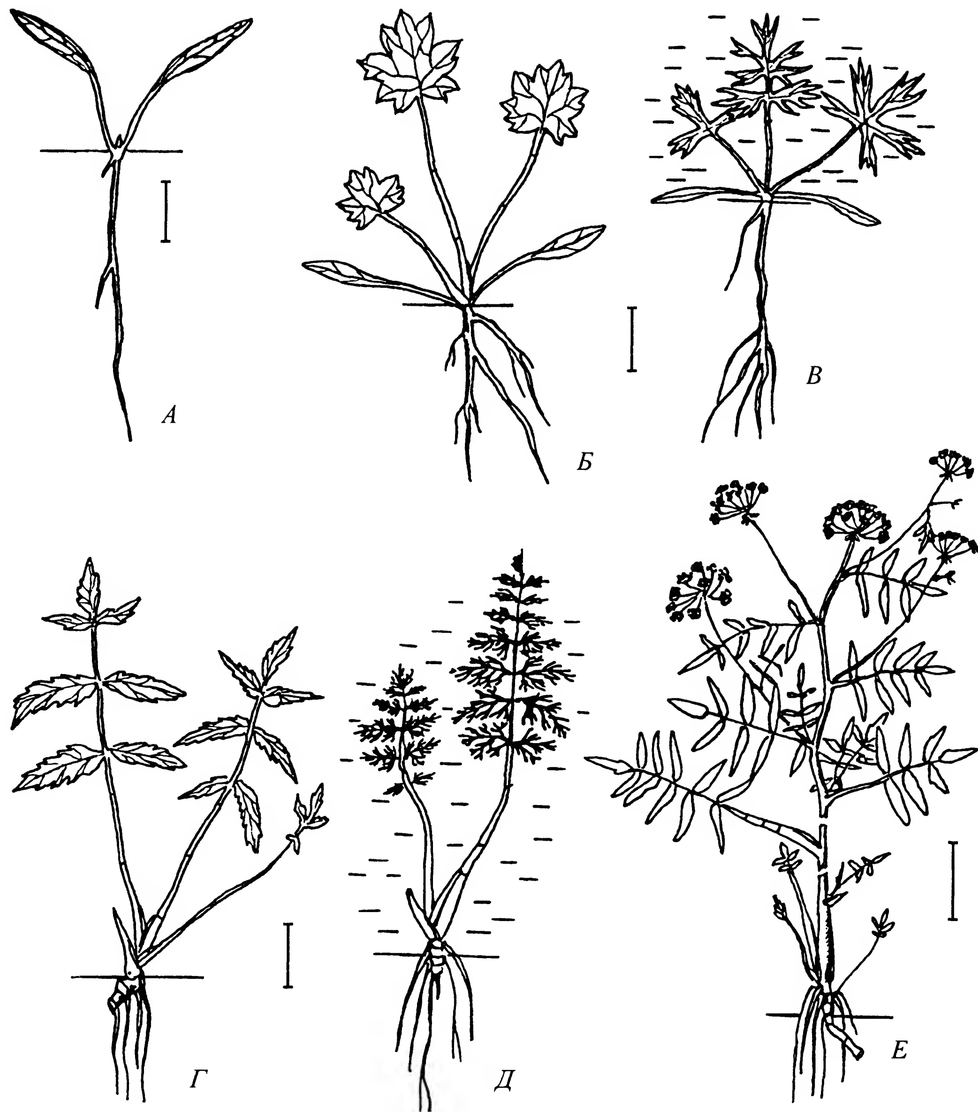


Рис. 1. Строение особей *Sium latifolium* на разных этапах онтогенеза.

А — проросток, *Б* — наземное ювенильное растение, *В* — водное ювенильное растение, *Г* — наземное взрослое вегетативное растение, *Д* — водное взрослое вегетативное растение, *Е* — генеративное растение. Масштабные линейки, см: *А—В* — 1; *Г, Д* — 5; *Е* — 10.

бег в боковое положение (рис. 2, *Г*). Последний либо зацветает в 1-й же год жизни, либо, не пройдя полного цикла развития, отмирает. Что касается особей, имеющих розеточное строение главного побега в виргинильном периоде, то они также зацветают на 1-м году жизни, при этом вслед за укороченными развиваются удлиненные междоузлия, и генеративный побег становится полурозеточным (рис. 2, *Д*). Листья на удлиненной части побега с несептированными тонкожелобчатыми черешками и непарноперисторассеченными пластинками, имеющими 2—4 (5) пары узкотреугольных в очертании, неравносторонних при основании боковых сегмента и крупный яйцевидный центральный сегмент. В любом случае на следующий год возоб-

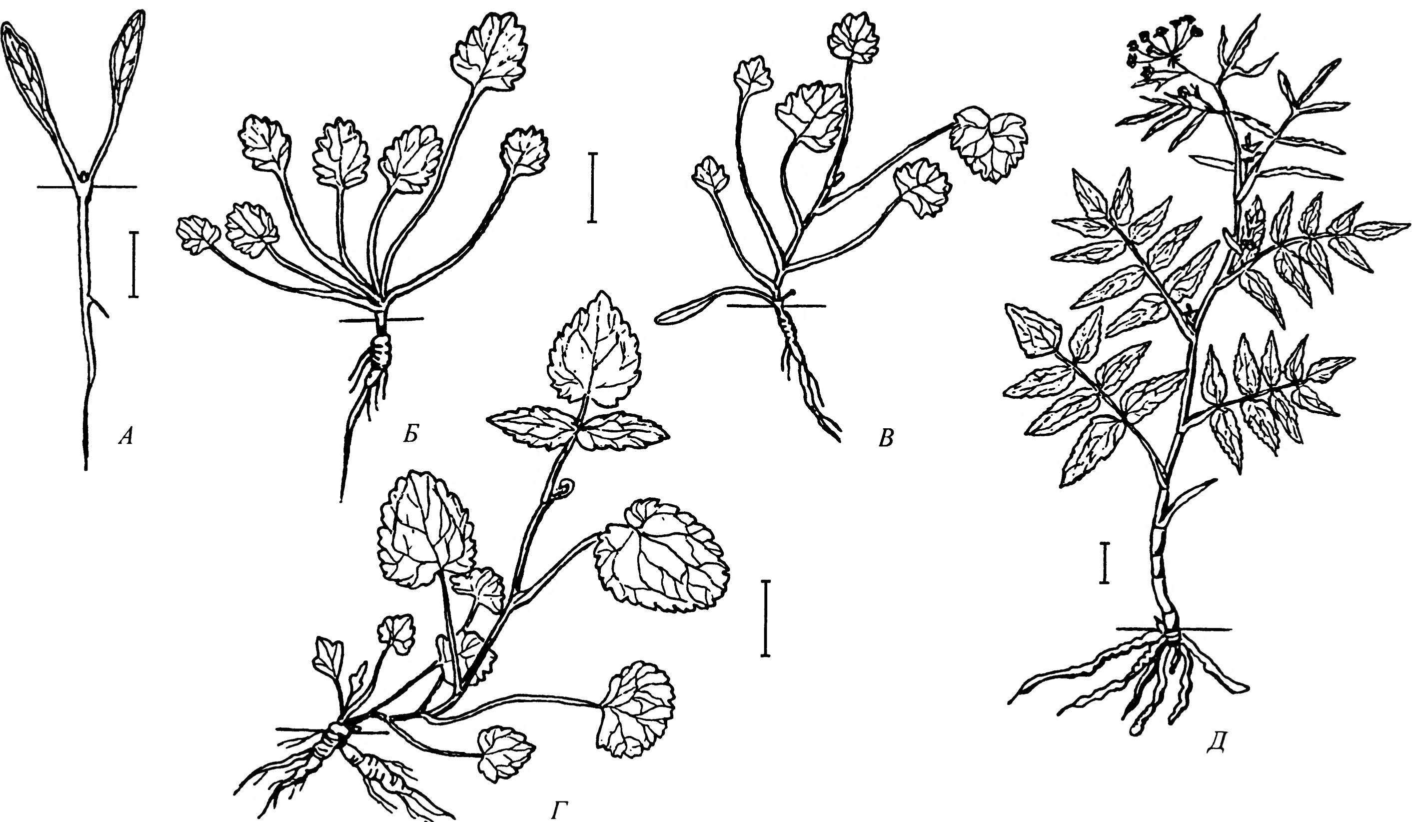


Рис. 2. Строение особей *Sium sisaroideum* на разных этапах онтогенеза.

А — проросток, *Б* — ювенильное растение с розеточным побегом, *В* — ювенильное растение с полурозеточным побегом, *Г* — взрослое вегетативное растение, *Д* — генеративное растение. Масштабные линейки, см: *А—В* — 1; *Г*, *Д* — 5.

новление идет за счет верхушечной почки бокового розеточного побега, развившегося в пазухе одной из 2 семядолей, или пазушных почек 2-й семядоли и нижних розеточных листьев. Боковые побеги заканчивают цикл развития переходом к репродукции, и в этом случае монокарпические побеги являются моноциклическими. Нередко такие побеги возобновления на начальных этапах развития приобретают плагиотропный рост, укореняются в узлах за счет тонких придаточных корней и отдаляются от материнского побега.

Что касается подземной сферы растения, то она характеризуется ранним в онтогенезе утолщением гипокотиля и придаточных корней, обладающих запасающей функцией и контрактильностью и имеющих светлую окраску. Главный же корень останавливается в росте и вскоре отмирает. Такой тип развития корневой системы коррелирует с образованием в надземной сфере полурозеточного или удлиненного ювенильного побега. В случае наличия розеточного побега главный корень сохраняется дольше, активно растет в длину и утолщается за счет накопления питательных веществ, придаточные же корни развиваются менее интенсивно. В генеративном периоде наблюдается специализация придаточных корней, что отражается в особенностях их строения: одни корни — толстые, 3—5 мм в диам., до 220 мм дл., неветвящиеся, морщинистые, часто четковидно или клубневидно утолщенные, выполняют функцию запасания, другие — тонкие, редкие, 1—3 мм в диам., поглощающие.

Таким образом, на основании характера корневой системы, типа и цикличности развития монокарпического побега, наличия или отсутствия структурно-функциональной дифференциации придаточных корней изученные виды можно отнести (в соответствии с классификацией жизненных форм Серебрякова, 1962) к группе кистекорневых многолетних поликарпиков: с полурозеточными прямостоячими, часто приподнимающимися дициклическими монокарпическими побегами, мономорфными (водная форма) или диморфными (наземная форма) придаточными корнями и корневыми отпрысками — *S. latifolium*; с полурозеточными или удлиненными прямостоячими или приподнимающимися моно-, дициклическими или с неполным циклом развития монокарпическими побегами и специализированными утолщенными придаточными корнями — *S. sisaroideum*.

В связи с адаптацией к прибрежно-водным условиям обитания наибольшей пластичностью обладают вегетативные органы *S. latifolium*, в особенности лист, который в зависимости от водной или воздушной среды развития имеет в той или иной степени рассеченную листовую пластинку. Земноводные условия онтогенеза растения сказываются и на структуре придаточных корней, которые вне воды характеризуются диморфизмом.

У *S. sisaroideum* в отличие от *S. latifolium* пластичность проявляется в структуре стеблевой части главного побега, который в виргинильном периоде развития может быть розеточным, полурозеточным или удлиненным, с полным или неполным циклом развития. Листья при этом сохраняют присущее данному возрастному состоянию растения строение.

Особенности анатомического строения растений

Анатомическое исследование растений позволило уточнить закономерности формирования жизненных форм, лучше понять структуру отдельных возрастных преобразований органов и ее зависимость от экологических условий.

Онтогенетические изменения наиболее резко выражены в анатомической структуре листьев у гетерофилльного вида *S. latifolium*. Микроструктура листа во мно-

гом определяется возрастом и водными или воздушными условиями развития. Семядоли, начинающие функционировать в воздушной среде, с толстой амфистоматической пластинкой, тонкими сильно извилистыми антиклинальными стенками эпидермальных клеток, недифференцированным мезофиллом в онтогенезе особи сменяются первыми листьями, характеризующимися более тонкими дорсивентральными, амфистоматическими пластинками, дифференцированным мезофиллом: однослойным столбчатым и 3—4-слойным губчатым. У растений, развивающихся под водой, листовая пластинка (рис. 3, *А*, *Б*) толстая, с единичными устьицами (которые, вероятно, служат под водой только для дыхания) на обеих сторонах пластинки или без них (табл. 2); эпидермальные клетки с прямолинейными антиклинальными и тонкими внешними тангентальными стенками. В мезофилле крупные полости отсутствуют, а его клетки содержат единичные хлоропласты. Число проводящих пучков в листе сильно сокращено, ксилемных элементов в них очень мало, иногда пучки неполные, включают исключительно флоэму.

Листовая пластинка у надводных листьев (рис. 3, *В*) генеративных особей *S. latifolium*, дорсивентральная, очень толстая, 53—63 мкм (рис. 3, *Г*), что, видимо, связано с компенсацией малой фотосинтетической активности подводных листьев,

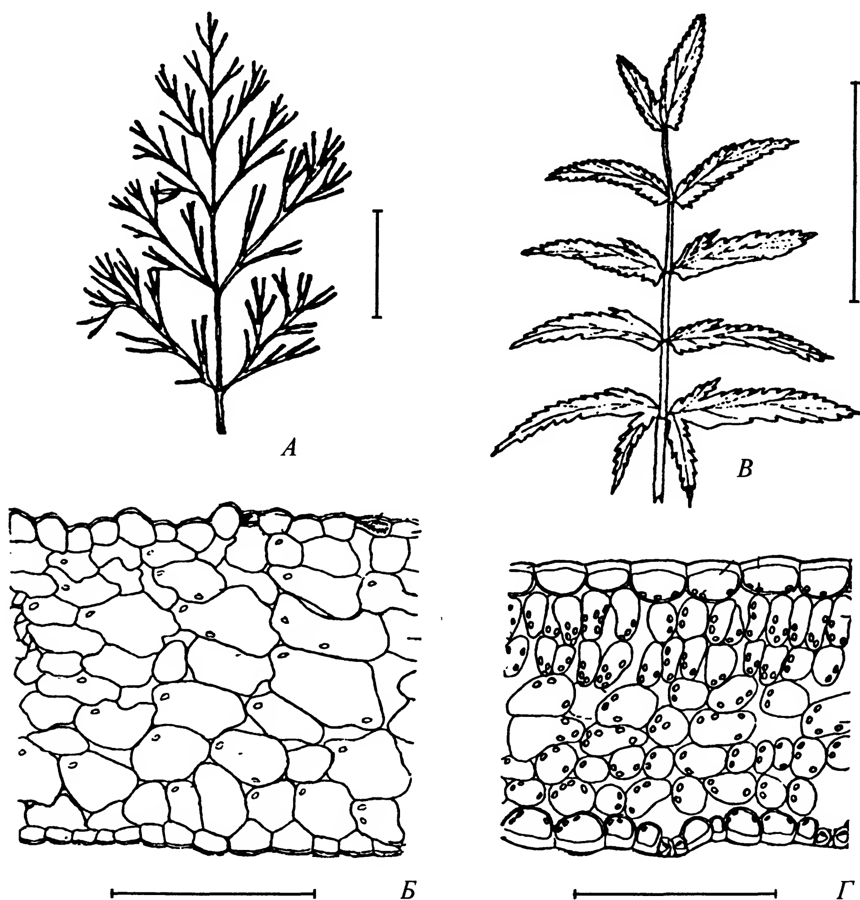


Рис. 3. Морфологическое (*А*, *В*) и анатомическое (*Б*, *Г*) строение листовых пластинок *Sium latifolium*.
А—*Б* — подводный многократно перисторассеченный; *В*, *Г* — надводный, просто перисторассеченные листья. Масштабные линейки: *А*, *В* — 5 см; *Б*, *Г* — 0.05 мм.

ТАБЛИЦА 2

Количество устьиц в эпидерме семядолей и разновозрастных листьев двух видов *Sium*

Виды	Проросток		Ювенильное растение		Взрослое вегетативное растение				Генеративное растение			
	пластинка семядоли		пластинка первых листьев		пластинка ассимилирующего подводного листа		пластинка ассимилирующего надводного листа		пластинка нижнего надводного листа		пластинка верхнего надводного листа	
	Число устьиц на 1 мм^2 эпидермы											
	нижней	верхней	нижней	верхней	нижней	верхней	нижней	верхней	нижней	верхней	нижней	верхней
S. latifolium	34 ± 4	32 ± 5	76 ± 7	11 ± 4	6 ± 4	0	120 ± 7	20 ± 5	94 ± 6	5 ± 2	146 ± 8	10 ± 4
S. sisaroideum	74 ± 1	28 ± 1	255 ± 1	ед.	—	—	139 ± 1	8 ± 1	?	?	257 ± 4	25 ± 1

амфистоматическая. Клетки эпидермы распластанные, верхней — со слабо извилистыми или почти прямыми, нижней — с извитыми антиклинальными стенками, с большим количеством хлоропластов; кутикула отчетливо выражена, складчатая. Плотность устьиц относительно большая (табл. 2). Столбчатый мезофилл 2-слойный, губчатый — 3—4-слойный, пронизанный крупными межклетниками и воздухоносными полостями. Коэффициент палисадности равен 28 %. Проводящая система хорошо развита, над средней жилкой с обеих сторон имеются мощные тяжи колленхимы, в самих пучках содержится до 9 крупных сосудов ксилемы. Что касается возрастных изменений листовой структуры у *S. sisaroideum*, то они менее значительные и более плавные. В отличие от *S. latifolium* пластинка семядолей имеет мезофилл уже дифференцированный на палисадный и губчатый. Очень рано в онтогенезе (обычно у 1 листа) образуется 2-й палисадный слой. Коэффициент палисадности составляет около 35 %. Все эти особенности говорят о приспособленности растения к интенсивному и стабильному освещению, начиная с самых ранних этапов развития.

Устьичный аппарат, как и у *S. latifolium*, аномоцитный. Семядольные и листовые пластинки амфистоматические. Клетки верхней эпидермы с прямыми или слегка извитыми, нижней — с извитыми антиклинальными стенками. Следует отметить более мелкие размеры клеток нижней эпидермы у *S. sisaroideum* по сравнению с *S. latifolium*. Количество устьиц в нижней эпидерме разновозрастных листьев либо приблизительно равно, либо превосходит таковое у *S. latifolium* иногда более чем в 2 раза (табл. 2); в верхней эпидерме они развиваются только около жилок и всегда ориентированы вдоль них. Эти особенности строения и их определенное постоянство у *S. sisaroideum* связаны с развитием растения вне водной среды, но при высокой влажности почвы и воздуха.

Онтогенетические изменения касаются и структуры черешка (табл. I). У обоих видов черешки семядолей серповидные, с 2 сближенными медианными и 2 латеральными проводящими пучками. Черешок 1-го ювениль-

ного листа *S. latifolium* в очертании округлый, с плоской или слегка вогнутой адаксиальной стороной, *S. sisaroideum* — желобовидный. С возрастом у особи форма поперечного сечения черешка становится многогранно-округлой или округлой — *S. latifolium* (табл. I, *6*), или многогранно-желобовидной — *S. sisaroideum* (табл. I, *3*), возрастает число проводящих пучков, меняется степень развития механических тканей. При этом такие экологически зависимые признаки, как степень развития колленхимы, хлоренхимы под эпидермой, аэренхимы в центре черешка, количество трахеальных элементов в пучках, степень одревеснения клеточных оболочек, наиболее вариабельны у гетерофилльного *S. latifolium*. Для черешков разновозрастных листьев *S. sisaroideum* характерно непостоянство в строении центральной части черешка: в ней может образовываться 1 крупная или несколько мелких воздухоносных полостей или же полость отсутствует.

Несмотря на общие тенденции в онтогенетическом изменении микроструктуры черешка, можно выделить определенные видоспецифические особенности. Так, для черешка дефинитивных листьев *S. latifolium*, помимо округлой формы, характерны чередование крупных и более мелких пучков, а также наличие в нем многослойных септ, имеющих сходное строение с диафрагмой воздухоносных каналов представителей рода *Typha* (Kaul, 1974). Близ септ сосредоточены многочисленные анастомозы, наблюдается перестройка в расположении проводящих пучков, на что указывал еще W. Troll (1935). Для черешка *S. sisaroideum* типичны желобовидная форма, отсутствие септ и равномерное уменьшение размеров пучков от абаксиальной к адаксиальной стороне.

В тесной связи с воздушно-водными условиями среды находятся диагностические особенности строения нижних и верхних междоузлий генеративного побега *S. latifolium* (табл. II). Так, базальные, погруженные в воду междоузлия (табл. II, *3*) в сечении округлые, в них хорошо развита аэренхима первичной коры и перемедуллярной зоны, отсутствуют механические ткани, реже на периферии слабо выражены тяжи колленхимы. Верхние же междоузлия генеративного побега в очертании ребристо-бороздчатые (табл. II, *1*), для них характерны наличие многочисленных устьиц (стебель наряду с листьями активно транспирирует), периферического слоя столбчатой хлоренхимы, более плотное расположение клеток первичной коры, развитие субэпидермальных тяжей механических тканей.

К числу важных видовых диагностических признаков могут быть отнесены очертания поперечного сечения средних надводных междоузлий побега и форма крупных проводящих пучков. Так, стебель *S. latifolium* в сечении широкобороздчатый с редкими острыми ребрами, проводящие пучки — округло-ромбовидные, расположенные в виде многолучевой звезды (табл. II, *2*). Стебель *S. sisaroideum* (табл. II, *4*) — бороздчатый, с выступающими многочисленными ребрами, проводящие пучки продолговато обратнояйцевидные.

Главный корень *S. latifolium* имеет типичное для большинства зонтичных строение (Esau, 1940; Deutschmann, 1969). Он диархный, с немногослойной рыхлой первичной корой, секреторными канальцами, закладывающимися в перицикле напротив лучей первичной ксилемы, отчетливо выраженным вторичным утолщением, однако деятельность камбия в нем незначительная в связи с быстрым отмиранием органа.

Узловые придаточные корни водной экоформы *S. latifolium* (табл. III, *3*) дипентархные, с крупными воздухоносными полостями в первичной коре, часто с развитой хлоренхимой, со слабой камбиальной деятельностью, 3 секреторными канальцами, закладывающимися в перицикле. Толстые запасающие корни у наземной экоформы, живущие 1—2 года, снаружи покрыты перидермой перициклического

происхождения, вплотную к ней располагаются первичные секреторные канальцы, маркирующие лучи первичной ксилемы, затем сильно паренхиматезированная крахмалоносная вторичная флоэма с немногочисленными схизогенными канальцами и жировыми включениями, камбиальная зона и относительно слабо развитая вторичная ксилема.

Анатомическое строение главного и придаточных корней *S. sisaroideum* в общих чертах сходно с таковым у *S. latifolium*, однако большая специализация придаточных корней в качестве запасающих органов отражена и во внутреннем строении органа. Так, клубневидно утолщенные придаточные корни (табл. III, *1*) имеют, помимо контрактильной зоны в базальной части корня (табл. III, *2*) с разрушенными периферийными участками паренхимы вторичной флоэмы, ярко выраженные крахмалоносные зоны в первичных паренхимных лучах. На более позднем этапе развития органа формируется хорошо развитая крахмалоносная паренхима вторичной флоэмы.

Таким образом, в структуре каждого вида ярко выражены наряду с морфологическими и определенные экологически зависимые анатомические особенности, которые характеризуют *S. latifolium* как типичный гетерофилльный гелофит, с широкой вариабельностью микроструктуры органов в зависимости от воздушно-водных условий развития, а *S. sisaroideum* — как типичный гигрофит, с большей стабильностью в анатомическом строении осевых органов.

Перечисленные макро- и микроскопические особенности вегетативных органов расширяют биоморфологическую характеристику 2 видов *Sium* и могут быть учтены при их диагностике.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Лисицина Л. И., Папченков В. Г. Флора водоемов России. Определитель сосудистых растений. М., 2000. 237 с.

Пименов М. Г. Сем. *Apiaceae*, или *Umbelliferae* — Сельдерейные, или Зонтичные // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 154—156.

Потапов А. А. Вопросы физиологии и экологии погруженных гидрофитов // Усп. совр. биол. 1950. Т. 29. Вып. 3. С. 429—442.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Шишкин Б. К. Зонтичные — сем. *Umbelliferae* Juss. // Флора СССР. М.; Л., 1950. Т. 16. С. 36—646.

Agami M., Weisel Y. The ecophysiology of roots of submerged vascular plants // Physiol. Veg. 1986. Vol. 24. N 5. P. 607—624.

Deutschmann F. Anatomische Studien über die Exkretgänge in Umbelliferenwurzeln // Beitr. Biol. Pflanzen. 1969. Bd 45. S. 409—440.

Esau K. Storage organ of *Daucus carota* // Hilgardia. 1940. Vol. 13. N 5. P. 190—208.

Glück H. Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Jena, 1911. Teil 3. 644 S.

Hegi G. Ilustrierte Flora von Mittel-Europa. München, 1926. Bd 2.

Kaul R. B. Ontogeny of foliar diaphragms in *Typha latifolia* // Amer. J. Bot. 1974. Vol. 61. N 3. P. 318—323.

Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen-Samen. Berlin, 1926. 364 S.

Troll W. Über die binsenahnlichen Blattformen bei Umbelliferen // Planta. 1934. Bd 23. S. 1—18.

SUMMARY

The comparative biomorphological study of vegetative organs of *Sium latifolium* and *S. sisaroideum* was carried out. As a result, the species are classified as perennial policarpic plants: *S. latifolium* as one with semirosette generative shoots and adventitious roots, root-shoots and *S. sisaroideum* as one with semirosette or elongated generative shoots and adventitious mostly specialized storage roots. Some new

macro- and micromorphological features of the vegetative organs are revealed at different stages of the plants ontogenesis. The variability of the plant structure, depending on the extent of submergence in water, is typical of the amphibious *S. latifolium*. It is expressed in heterophylly and morpho-functional differentiation of the adventitious roots, in aerenchyma formation and reduction of mechanical tissues in submerged organs. The studied peculiarities enlarge biomorphological characteristics of the two *Sium* species and may be used for their identification.

УДК 504.54.062 : 631.615 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 12

© Н. В. Веселов,[1] В. В. Панов[2]

ЕСТЕСТВЕННОЕ ВОССТАНОВЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ВЫРАБОТАННЫХ БОЛОТАХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ (НА ПРИМЕРЕ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ)

N. V. VESELOV, V. V. PANOV.

THE SUCCESSION OF VEGETATION ON CUTOVER PEATLANDS IN SOUTHERN TAIGA (TVER REGION)

[1] Тверской государственный университет
170000 Тверь, ул. Желябова, 33
E-mail: shab@tvcom.ru
[2] Тверской государственный технический университет
170026 Тверь, наб. Аф. Никитина, 22
E-mail: vvpanov@tvcom.ru
Поступила 14.05.2004

Рассмотрены вопросы динамики зарастания выработанных болот Тверской области. Дается оценка зависимости характера зарастания от способа разработки торфяного болота. Приводятся данные о составе и структуре растительного покрова. Показано, что разным элементам техногенного рельефа соответствуют характерные по структуре и трофности ценозы.

Ключевые слова: выработанный торфяник, восстановление, спонтанная регенерация, растительность.

В настоящее время на территории России площадь выработанных торфяников составляет около 900 тыс. га. Из них 70 % являются полями фрезерной добычи торфа. В центре России расположены 70 % от всех выработанных торфяных болот, но используется только 20—30 % их площадей (Ковалев и др., 1997).

В России естественное зарастание выработанных болот изучается с 1930-х годов. Этой теме посвящены многие работы (Витербная, 1933: Трутнев, 1963; Тюремнов и др., 1968; Абрамова, 1969; Застенский, 1982; Смагин, 1982; Крупнов, Попов, 1999; Муравьева, 2000).

В первой четверти XX в. стали разрабатываться на топливо крупные торфяные болота в центре России. К таким болотам относятся Кулицкий и Васильевский мхи, расположенные вблизи г. Твери (рис. 1, 2).

До начала добычи торфа растительность болота Кулицкий мох была представлена в основном сосново-сфагновыми олиготрофными сообществами, в окраинных частях преобладали мезотрофные и евтрофные сообщества.

Торфяная залежь болота Кулицкий мох выработана на топливо элеваторным способом в первой четверти XX в. После разработки этого болота остались системы параллельных карьеров, каждый из которых имеет длину 0.5—1.5 км и ширину 2—12 м. Первые осушительные канавы появились в последней четверти XIX в., а самые старые карьеры датируются 1907 г. С 1960 по 1975 г. добыча торфа велась фрезерным способом.

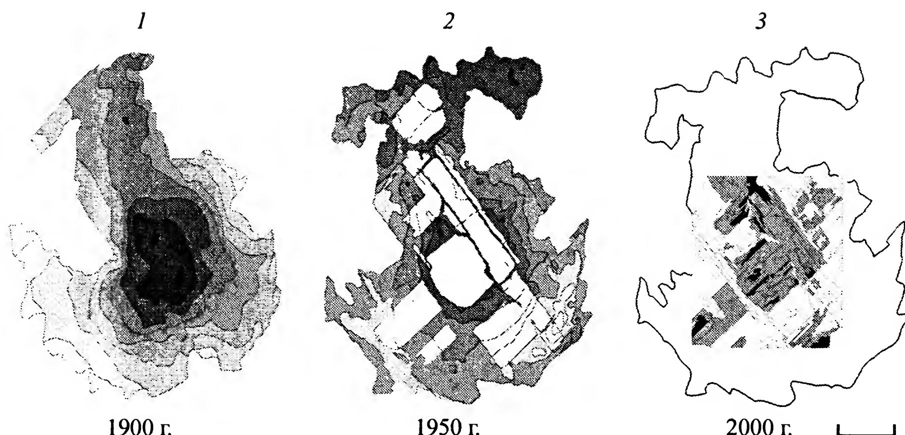


Рис. 1. Состояние торфяного болота Кулицкий мох в 1900, 1950 и 2000 гг.

Градация тона показывает рельеф (*1*, *2*), белый цвет — карьеры добычи торфа; темным тоном показаны участки открытой воды, серым — безлесные топи и белым — сухие участки (*3*). Масштабные линейки здесь и на рис. 2: 0—1 км.

Многие крупные торфяные болота разрабатывались на протяжении нескольких десятилетий. Каждый этап их разработки связан с изменением способа добычи торфа. Например, болото Васильевский мох в исходном состоянии было выпуклым олиготрофным древесно-моховым. Залежь по строению такая же, как у Кулицкого мха: верхний слой — сфагновый торф, под ним залегает торф (высокой степени разложения) с преобладанием пушицы. Нижний слой залежи представлен осоково-сфагновым и древесно-осоковым торфами. Площадь болота составляла более 6 тыс. га.

Начало промышленного освоения болота датируется 1926 г. До 1935 г. добыча торфа производилась элеваторным способом (рис. 2). Следующий этап освоения болота — до 1955 г. — связан с гидравлическим способом добычи торфа. Это способ размыва торфяных отложений водяной струей под давлением. Образующаяся торфяная пульпа или жидкая масса отсасывалась по трубам и транспортировалась на поля сушки и формования. В результате остались системы карьеров, каждый из которых был шириной 30 м и длиной 60 м. На заключительном этапе разработки — до 1975 г. — добыча торфа проводилась фрезерным способом. В настоящее время на части площади фрезерных полей расположены садовые участки. Бóльшая часть выработанного болота находится в состоянии спонтанной регенерации, а остальные участки пересушены и периодически выгорают.

Фрезерные поля исследовались на Терелесовском-Грядском болотном массиве. Был выбран участок низинного типа, в исходном состоянии имевший 2 м торфяных отложений и преобладание лесотопяных растительных сообществ с доминированием в травяном покрове осок, а в древостое — березы, ивы и сосны. Его освоение началось в 1968 г. и продолжалось до 1978 г.

На рис. 3 показано современное состояние частично выработанных торфяных отложений на участках различных способов добычи торфа. Эти участки зарастают: фрезерные поля — луговой, кустарниковой и лугово-болотной растительностью в основном евтрофного типа; карьеры элеваторной добычи — олиго-мезотрофной моховой и травяно-моховой болотной; карьеры гидроторфа — травяно-моховой евтрофно-мезотрофной растительностью.[1]

[1] Здесь и далее типы растительности даны по классификации Инсторфа (Тюремнов, 1949).

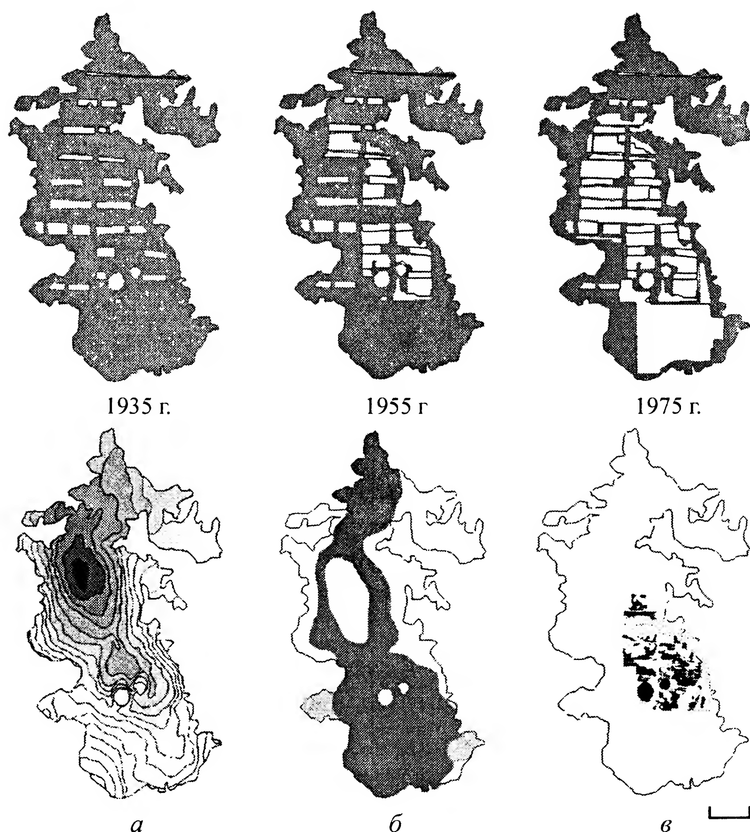


Рис. 2. Состояние торфяного болота Васильевский мох в 1935, 1955 и 1975 гг.

Вверху — этапы разработки торфяного болота Васильевский мох; внизу — исходное состояние болота. *а* — рельеф. *б* — растительность (темный тон — кустарнички и сосна высотой до 12 м, серый — береза, белый — безлесные участки); *в* — современное состояние (темный фон — участки открытой поверхности воды).

К особенностям карьеров гидроторфа относится большое количество пней, вымываемых из залежи. Часто эти пни собраны в кучи и возвышаются над водой как острова, служащие субстратом для других растений, что положительно влияет на характер спонтанной регенерации. В карьерах гидроторфа торфяная залежь в основном отсутствует. Фрезерные поля, как правило, имеют неровную поверхность. Каждый карьер имеет собственную морфологию, не связанную с формой соседних полей добычи торфа. Картовые канавы сравнительно быстро приходят в негодность, что вызывает накопление воды в них и повышение уровня грунтовых вод на фрезерных полях. Это положительно сказывается на спонтанном вторичном заболачивании. В то же время это мешает управлению процессом заболачивания, так как при этом нарушается возможность централизованно и равномерно распределять количество дополнительной воды при искусственном перекрытии каналов. Кроме того, после фрезерной добычи остаются в основном придонные слои торфа с высокой плотностью и низкой всплываемостью.

Спонтанная регенерация карьеров элеваторной или экскаваторной добычи торфа зависит от грунтовых вод, расположенных ниже болота. Если уровень грунтовых вод низкий, то дамбы между карьерами выгорают, разрушаются морозами, ветром и атмосферными осадками.

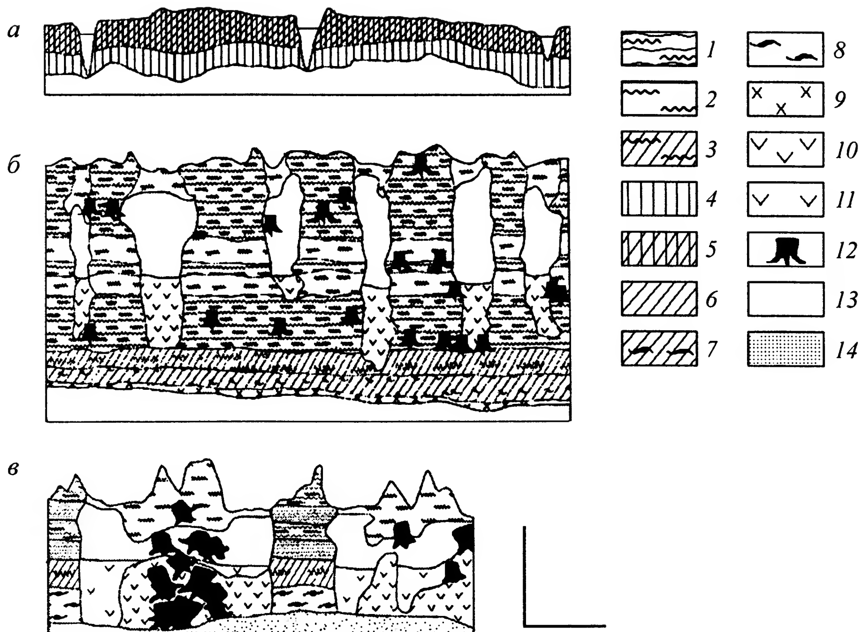


Рис. 3. Состояние и строение торфяной залежи выработанных болот.

а — выработанные фрезерные поля (Терелесовское-Грядское болото); *б* — карьеры элеваторной добычи; *в* — карьеры гидроторфа (Васильевский мох). Торф: *1* — пушицево-сфагновый, *2* — сфагновый олиготрофный, *3* — осоково-сфагновый, *4* — древесный, *5* — древесно-осоковый, *6* — осоковый, *7* — осоково-гипновый, *8* — гипновый, *9* — хвощовый, *10* — плотное дю, *11* — разжиженное дю, *12* — пень, *13* — вода, *14* — песок. Масштабная линейка — 1 м × 10 м.

На фрезерных полях за 24 года картовые канавы деформировались и засорились не полностью, но дрены, соединяющие их с валовыми или сборными каналами, вышли из строя и каждое поле или группа полей имеют относительно независимый гидрологический режим. Это вызывает различия в характере зарастания полей добычи. Большое значение при зарастании фрезерных полей имеют неровности поверхности (до десятков см), а также прочность и плотность субстрата, положение уровня грунтовых вод и время зарастания.

Структура растительного покрова определяется формами рельефа поверхности болота и минерализацией болотных вод. Растительность на выработанных участках торфяника имеет комплексный характер: сообщества дамб и перемычек сходны между собой и отличаются от сообществ понижений (карьеры и поля стилки торфомассы). Ценозы положительных форм рельефа наиболее близки сообществам, характерным для неосушенных болот данного региона. Однако частые пожары (площадь выгорания на исследованных участках достигает 80 %) способствуют проникновению в эти сообщества не характерных для болот растений.

Оценка растительности выработанных разными способами площадей торфяников выполнялась на пробных площадях размером 20 × 40(50) м. На них прокладывались 3 трансекты через 10 м параллельно длинной стороне торфяника. Они служили основой крупномасштабного картирования. В выделенном контуре глазомерно оценивалось проективное покрытие видов растений в % от общей площади (табл. 1). Учет растительности проводился однократно в сентябре 2000 г.

На болоте Васильевский мох растительность дамб или перемычек является олиготрофной (табл. 2), но обогащение верхнего слоя золой позволяет селиться здесь

ТАБЛИЦА 1

Растительность карьера гидроторфа (болото Васильевский мох)

Виды / Номер контура	Проективные покрытия, %																				
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*	*20*	*21*
Betula pubescens (подрост)					5			5		+	5										
Pinus sylvestris (подрост)					25			25		30	30										
Andromeda polifolia	5				20		5	5	+	5	10										
Calluna vulgaris					5			15		5	+										
Chamaedaphne calyculata					+		2	5	+	+	15										
Ledum palustre					15			15		10	5										
Oxycoccus palustris	3	+	+		30		20	15		2	30										
Vaccinium uliginosum								+		+	+										
Calla palustris				5																	
Carex limosa														30	5			+	35	+	5
C. rostrata	10	7	35	5	+	3	5		60	+	2	40	5			3	50	+			+
Drosera rotundifolia			+																		
Eriophorum vaginatum	5				15		7	5	7	20	5										50
E. polystachion			5	5	2	20						40				5		70			
Juncus bufonius						+															
Phragmites australis													60								
Rhynchospora alba			+												+						
Sphagnum angustifolium					40			25		15	90										80
S. cuspidatum			95										100	95							
S. fallax	100	100		100		100	95		100			5			100	100	90	70	80	100	
S. fuscum								10													
S. magellanicum								25		60											
Polytrichum strictum					60		2	5		5	5										
Зеленые мхи								2													
Лишайники					+			2		+											

ТАБЛИЦА 2

Растительность карьера гидроторфа (I) и поля сухой фитомассы (II) гидроторфа (болото Васильевский мох)

Виды / Номер контура	I										II							
	1a	1b	2	3	4	5a	5b	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8
Betula pubescens (подрост)								+					+					+
Pinus sylvestris (подрост)	+	5						+										
Salix aurita														+			+	+
Andromeda polifolia		5	+				+	70		+								
Chamaedaphne calyculata	3	5	25				25	15	+	8								
Ledum palustre	2	40				+	5	+		15								
Oxycoccus palustris						2	20			20			+			+		
Vaccinium myrtillus							+											
V. uliginosum	5					+				3						+		
V. vitis-idaea		5				+	5									+		
Calamagrostis canescens													+			+	3	10
Calluna vulgaris						+	10											
Calla palustris				+	+							+	3					
Carex limosa													10				30	5
C. rostrata				5	25				25			40	+		+	10	10	
Comarum palustre													+				3	2
Eriophorum polystachion																	+	15
E. vaginatum	15	10	60	15	10	7	20	30	6	5		+	8		35	10		
Festuca rubra																		40
Hieracium umbellatum	+				+													
Phragmites australis												+				2		
Poa palustris											+			+				
Potentilla erecta											+			+				
Typha latifolia													+				40	
Sphagnum angustifolium	10	80						30		25								
S. cuspidatum				100	100													
S. fallax			100						100			100	100		80		60	
S. magellanicum	5	15	+				95	70		70						2		
S. teres																		20
Polytrichum strictum	+	7				5	5	+		+						3		
Зеленые мхи											2		+	1				
Лишайники											2			2				

растениям евтрофных болот: *Betula pubescens*,[2] *Epilobium palustre*, изредка *Salix cinerea* и *S. aurita*, а также растениям других местообитаний: *Populus tremula*, *Chamerion angustifolium*, *Potentilla erecta*, *Calamagrostis arundinacea*, *Hieracium umbellatum*, *Festuca rubra*, *Deschampsia cespitosa* и др.

На невыгоревших участках древесный ярус ценозов положительных форм рельефа состоит из *Pinus sylvestris* (f. *litwinowii* и f. *uliginosa*) и *Betula pubescens* (высота до 14 м, диаметр ствола до 20 см) с сомкнутостью до 0.4—0.5. Кустарничковый ярус представлен *Ledum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus palustris*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *V. myrtillus* с суммарным покрытием до 70 %. В травяном ярусе преобладает *Eriophorum vaginatum* с максимальным покрытием до 60 %. Из мхов доминируют *Sphagnum magellanicum* и *S. angustifolium*, составляющие в сумме покрытие до 100 %. Отмечены также *Sphagnum russowii* в морозобойной трещине и *S. teres* в понижении эродированной дамбы. Из зеленых мхов преобладает *Polytrichum strictum.* На эродированных поверхностях дамб встречаются лишайники (покрытие до 2 %).

К отрицательным формам рельефа относятся карьеры и поля разлива торфомассы. Динамика зарастания этих форм происходит по типу зарастания водоемов с пологими и крутыми берегами, а, кроме того, вода в карьерах имеет повышенную минерализацию из-за влияния грунтовых вод. Форма и размеры карьеров, скопление пней на дне также влияют на процесс их заторфовывания.

Карьеры машиноформовочной добычи торфа имеют отвесные торфяные «берега». Поверхность таких карьеров сравнительно быстро затягивается сплавиной, но типичные для сплавины *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata* здесь не отмечены (кроме *Calla palustris*, имеющего низкое обилие). В образовании сплавины главную роль играют гидрофильные сфагновые мхи: мезотрофный *Sphagnum fallax* и олиготрофный *S. cuspidatum.* Среди сфагновых мхов поселяются *Eriophorum vaginatum* и *Chamaedaphne calyculata* с проективным покрытием до 25 %. Такой вариант зарастания отмечен в карьере машиноформовочной добычи торфа шириной 5—8 м, где мощность сравнительно прочной сплавины составляет 0.5 м (рис. 3, *б*).

На участке карьера шириной 10—12 м сплавина образована олиготрофным *Sphagnum cuspidatum*, обилие пушицы 10—15 %, но значительно обилие евтрофной *Carex rostrata* (до 25 %); присутствуют единичные экземпляры евтрофного *Calla palustris.* На этих участках сплавина имеет меньшую толщину и прочность.

Из анализа растительного покрова видно, что сообщества дамб имеют олиготрофный характер, а растительность сплавины карьеров — мезотрофный. Такая структура растительного покрова не встречается среди комплексных болотных сообществ (грядово-мочажинные и грядово-озерковые комплексы) южной тайги, где растения гряд и мочажин питаются слабоминерализованными атмосферными осадками. В данном же случае вода карьеров имеет грунтовое происхождение и минерализация ее выше.

На участке добычи торфа гидравлическим способом возвышенные части рельефа заняты олиготрофной растительностью, сходной по структуре с растительностью дамб машиноформовочных участков добычи торфа, а строение и флористический состав растительных сообществ карьеров более разнообразны (табл. 1). В карьерах преобладают мезотрофные растительные сообщества. Это вызвано тем, что здесь растения в равной степени зависят от грунтового и атмосферного питания, тогда как растения на дамбах и грудах пней менее зависимы от грунтовых вод.

---

[2] Названия сосудистых растений даны по: Черепанов, 1995, сфагновых мхов — по: Савич-Любицкая, Смирнова, 1968.

Растительность полей разлива торфомассы также имеет комплексный характер, но структура ее проще, чем на других участках. Из-за эрозии дамб их растительный покров сильно разрежен: общее покрытие редко превышает 10 %. По типу питания растительность на них мезотрофная и евтрофная. Это вызвано тем, что выгорание поверхности приводит к евтрофикации субстрата. Эдификатором сообществ участков разлива торфомассы является мезотрофный *Sphagnum fallax.* Из трав обильны евтрофный *Carex rostrata* и олиготрофный *Eriophorum vaginatum.*

Для фрезерных полей характерно, что с ростом прочности залежи увеличивается число видов растений. На плотной торфяной залежи покрытие ее поверхности растениями достигает 90 % (табл. 3). Эти участки более возвышенные. В понижениях прочность торфа снижается и покрытие растениями уменьшается до 40 %. На повышениях микрорельефа (нанорельефа) преобладают сообщества с *Eriophorum polystachyon*, в понижениях доминирует *Carex rostrata*, еще более низкие места заняты *Equisetum fluviatile.*

В картовых канавах (рис. 3, *а*, табл. 3) на мелкозалежных участках со сроком зарастания более 25 лет преобладает *Carex pseudocyperus*, в более молодых канавах (табл. 3) — заросли *Lemna trisulca*, а на их бровках доминируют *Carex lasiocarpa* и *C. rostrata.* Более молодые по времени зарастания участки фрезерных полей имеют большее количество видов луговых растений, а также для них характерно обилие *Baeothryon alpinum*, количество которого выше с увеличением уклона поверхности. Хвощ и тростник тяготеют к участкам снижения прочности верхнего слоя залежи. Таким образом, характер зарастания фрезерных полей зависит от рельефа, уровня воды, времени зарастания и связанной с ними плотностью торфяной залежи.

ТАБЛИЦА 3

Растительность фрезерных полей (Терелесовское—Грядское болото)

Виды / Номер контура	Номер профиля													
	I		II							III				
	1	*2**	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*1*	*2*	*3*	*4*	*5**
Betula pubescens	3c[3]									+	+	+	+	
Picea abies										+				
Pinus sylvestris	3c									+	+	+	+	
Salix cinerea	3			+	+	+	+	+	2	+		+	+	
S. rosmarinifolia														+
S. triandra											+			
Agrostis canina	5													
A. stolonifera						3		+		+	+		+	+
Alchemilla sp.										+				
Alisma plantago-aquatica	+	3												
Anthoxanthum odoratum										+				
Baeothryon alpinum						15	5	10	+	2		10	70	
Bidens tripartita										+				
Calamagrostis canescens	10					+	+	+				+		
C. epigeios	+													
Carex cespitosa														+
C. flava						5		3	+	+	+	+	+	+
C. lasiocarpa	5										30			
C. panicea												3		
C. pseudocyperus		50												
C. rostrata	20			25			2		+		20			

Виды / Номер контура	Номер профиля I		II							III				
	1	*2**	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*1*	*2*	*3*	*4*	*5**
Comarum palustre	+													+
Deschampsia cespitosa	+									+				
Epilobium palustre	+													
Equisetum fluviatile			+	2	8									
E. sp.	+					5								
Eriophorum polystachion	25	+	10	60	30	20	70	15	30			+		
Galium mollugo												+		
G. uliginosum	+													
Glyceria sp.		5												
Hippuris vulgaris		10												
Juncus sp.	+				+	+	2	+						+
Lemna trisulca			+											85
Leucanthemum vulgare										+				
Luzula sp.			+											
Lycopus europaeus	5					+				+	+			
Lysimachia vulgaris	+													+
Lythrum salicaria											+			
Mentha arvensis										+				
Molinia caerulea										+				
Nardus stricta	+													
Parnassia palustris						+								
Pedicularis palustris											+	+	+	+
Phragmites australis									5	+	5	10	10	5
Poa compressa										+				
P. palustris	+													
Potamogeton natans		+												
Potentilla anserina										+		+		
P. erecta	+										+			+
P. norvegica	+									+				
Prunella vulgaris										+				
Ranunculus acris										+				
Stellaria palustris				+										
Typha latifolia		+									+			
Hieracium pilosella										+	+			
Зеленые мхи	3										5		+	+
Печеночные													+	

Примечание. С — сухостой, * — картовая канава.

Дополнительно в подтверждение сказанного приводится табл. 4, характеризующая растительность Кулицкого мха. Следует отметить, что при сравнительно быстром подъеме уровня грунтовых вод разница в сообществах карьеров и перемычек уменьшается. Этот процесс усиливается отрывом торфяных отложений перемычек от минерального дна, их всплыванием и колебанием вместе с уровнем воды.

Выработанные торфяные болота представляют собой специфические экосистемы, характерными чертами которых являются: комплексность, вызванная характером техногенного нарушения торфяной залежи и реакцией на него расти-

ТАБЛИЦА 4

Растительность повышений и понижений микрорельефа болота Кулицкий мох (покрытие, %)

Виды	Номер профиля								
	1а			2а		3а		4а	
	А	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Betula pubescens	+	+		+	+	+		+	+
Pinus sylvestris	+	+		+		+		+	
Salix cinerea		15		+					
Chamaedaphne calyculata	2	+	+			30	15	3	10
Ledum palustre	2					20		25	
Oxycoccus palustris	2			10		10	25	5	10
Vaccinium uliginosum	1					+		15	
Agrostis canina				45	40				
Calamagrostis canescens		8		+					
Calla palustris				+	10			+	15
Carex rostrata		+	5		10	5	45		25
C. nigra	2							10	
C. appropinquata				10	10				
Comarum palustre	+		5	5	15				
Drosera rotundifolia		+						+	
Epilobium palustre	1		+	+					+
Equisetum palustre	+			10	5				
Eriophorum vaginatum	2					35	5	5	15
E. polystachion	5		15						5
Hydrocharis morsus-ranae			20						
Juncus bufonius				+					
Menyanthes trifoliata				3					
Phragmites australis		10	10		5				
Thyselium palustre		2		5	5				
Sphagnum centrale		70		25					
S. fallax		30				75	100	90	100
S. fuscum	5								
S. squarrosum				5	15				
Polytrichum strictum	60							+	
Зеленые мхи				5	10	5		+	

Примечание. А — дамба или повышение, Б — карьер или понижение.

тельного покрова; неустойчивость растительных сообществ, вызванная слабыми фитоценотическими связями и внешними воздействиями на экотоп; сохранение условий самовосстановления после извлечения торфа.

Таким образом, при классификации выработанных болот следует придерживаться ландшафтной основы, включающей в себя характеристику растительности, форм поверхности торфяника и гидрогеологических условий.

Оценка естественного восстановления растительности на торфоразработках столетней давности показала, что комплексность растительности, обусловленная техногенными причинами, отличается от комплексности естественных болот подзоны южной тайги по генезису. Это выражается в гетеротрофности растительности положительных и отрицательных форм техногенной поверхности. Можно предположить, что техногенный рельеф болота будет длительное время оказывать влияние на развитие болотной растительности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Л. И. Формирование растительности на выработанных торфяниках и основные пути их использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1969. 18 с.

Витербная П. Некоторые данные по биологии и химизму воды опытных карьеров Мытищенских торфоразработок // Тр. ВИТ. Сектор изучения торфяной залежи. М.; Л., 1933. Вып. 3. С. 107—133.

Застенский Л. С. Облесение карьеров нерудных ископаемых и выработанных торфяников. Минск: Ураджай, 1982. 136 с.

Ковалев Н. Г., Поздняков А. И., Мусекаев Д. А., Позднякова А. А. Торф, торфяные почвы, удобрения. М., 1998. 240 с.

Крупнов Р. А., Попов М. В. Формирование экосистем на выработанных торфяных месторождениях со сложной техногеннонарушенной поверхностью // Проблемы региональной геоэкологии. Тверь, 1999. С. 66—68.

Муравьева Л. В. Природно-антропогенные комплексы выработанных торфяников // Проблемы регинональной геоэкологии. Тверь, 2000. С. 120—123.

Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель сфагновых мхов СССР. Л., 1968. 111 с.

Смагин В. А. Динамика зарастания торфяных карьеров (на примере выработанных торфяников Ленинградской области) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 8. С. 112—117.

Трутнев А. Г. Возделывание сельскохозяйственных растений на выработанных торфяниках. М.; Л., 1963. 200 с.

Тюремнов С. Н. Торфяные месторождения и их разведка. М.; Л., 1949.

Тюремнов С. Н., Абрамова Л. И., Лисс О. Л., Страшнова С. В. Процесс зарастания выработанных торфяников // Природные условия и возможности хозяйственного использования торфокарьерных площадей. М., 1968. С. 26—59.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.

SUMMARY

Large peat mires of the central Russia came into use for fuel peatmining in the early 20th century. During the last 50—80 years, these mires have been growing over naturally. The plant cover structure is determined by forms of mire relief and by mineralization of mire water. The communities of convex forms of relief of the cutover mires are most similar to ones typical of undrained mires of the same region. Cutover mires are special ecosystems. Their main features are complexicity and instability of plant communities. The succession of vegetation has shown that the complexicity of vegetation cover in cutover mires is different from that of natural mires of the southern taiga. It is suggested that the differences in the technogenic mire relief will effect on the developing of secondary mire vegetation.

УДК 581.132 (470.21) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 12

© Н. Ю. Шмакова

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ УГЛЕКИСЛОТНОГО ГАЗООБМЕНА СООБЩЕСТВ ГОРНОЙ ТУНДРЫ ХИБИН

N. Ju. SHMAKOVA. ECOLOGICAL ASPECTS OF CO_2-EXCHANGE IN MOUNTAIN TUNDRA COMMUNITIES IN KHIBINY

Полярно-Альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина
Кольского научного центра РАН
184256 Кировск-6 Мурманской обл.
E-mail: flora@aprec.ru

Поступила 26.05.2005

Исследованы растительные сообщества разного видового состава и экологии для выявления степени влияния факторов среды на углекислотный газообмен в условиях горно-тундрового пояса Хибин. В суточной динамике CO_2-газообмена микрогруппировок выявлена ведущая роль относительной влажности и температуры воздуха, тогда как связь с освещенностью слабо положительна. В суточной

динамике микрогруппировок не выявлено полуденной депрессии наблюдаемого фотосинтеза. Показано, что диапазон изменений средних величин газообмена в период наибольшего развития ассимилирующих органов растений (июль—начало августа) четко зависит от видового состава сообществ. Максимальные величины наблюдаемого газообмена характерны для сообществ, где доминируют злаки, осоки и листопадные кустарнички.
Ключевые слова: растительные сообщества, микрогруппировки, CO_2-газообмен, Хибины.

В биосферном цикле углерода фотосинтез занимает важное место, так как растительный покров, активно поглощающий в течение вегетационного периода атмосферный CO_2, выступает в качестве основного механизма связывания углекислоты в составе органической массы на Земле. В последние годы растительность северных областей привлекает все большее внимание в связи с прогнозируемым потеплением климата, поскольку тундровые экосистемы накапливают значительные количества органического вещества и отличаются высокой чувствительностью к изменению внешних условий. Параметром, адекватно отражающим поведение растений и сообществ в естественной обстановке, является наблюдаемый CO_2-газообмен. Изучение фотосинтетической деятельности растительных сообществ в природных условиях дает возможность выяснения различных аспектов их существования. Таких данных, особенно для условий Крайнего Севера, немного (Назаров и др., 1994; Oechel, Vourlitis, 1994; Карелин и др., 1995; Замолодчиков и др., 1997; Федоров-Давыдов, 1998). Все эти работы выполнены для равнинных тундровых сообществ Северо-Востока Европейской России и тундр восточной части Сибири. Изучение особенностей продукционного процесса в горно-тундровых сообществах (Хибины, Кольский п-ов) было впервые начато нами в 1987 г. (Политова, 1990; Шмакова и др., 1996).

В настоящем исследовании представлены материалы по суточной и сезонной динамике углекислотного газообмена растительных сообществ разного видового состава и экологии в условиях горно-тундрового пояса Хибин.

Материал и методика

В горной тундре Хибин (67°38′ с. ш.) были выбраны сообщества на северо-восточном склоне горы Вудъяврчорр (580 м над ур. м.). В условиях Хибинского горного массива в связи с коротким вегетационным периодом (в среднем около 90 дней) сумма активных температур воздуха (+10 °С и выше) составляет всего 500—700° (Медведев, 1964). По нашим наблюдениям, сумма активных температур воздуха составила: в 1999 г. — 702° (за период вегетации 90 дней), в 2000 — 630° (за 93 дня), в 2001 — 720° и в 2002 г. — 709° (за 100 дней). Следует отметить, что в подзоне средней тайги Республики Коми (62° с. ш.) по многолетним данным при продолжительности вегетационного периода 142 дня сумма активных температур воздуха составляет 1350° (Бобкова, Галенко, 2001).

Местообитания сообществ горной тундры Хибин, расположенные на небольших расстояниях и с небольшими перепадами высот, очень неоднородны по условиям микроклимата, отсюда ярко выраженная мозаичность растительного покрова и большое число микрогруппировок, слагающих сообщества. Для пробных площадей размером 10 × 10 м составлены карты горизонтальной структуры и выделены микрогруппировки по доминирующим видам или группам растений, определена доля участия каждой микрогруппировки (табл. 1). Латинские названия растений приведены по сводкам (Игнатов, Афонина, 1992; Santesson, 1993; Черепанов, 1995). Для каждой выделенной микрогруппировки вблизи основной пробной площади выбраны аналогичные по составу растений площадки размером 25 × 25 см, на ко-

ТАБЛИЦА 1

Характеристика растительных сообществ горной тундры Хибин

Сообщество	Микрогруппировки (доминирующие виды)	Проективное покрытие, %
Гарриманеллиево-лишайниковое	Гарриманеллиево-лишайниковая (*Harrimanella hypnoides* (L.) Cov. + *Empetrum hermaphroditum* Hagerup + *Avenella flexuosa* (L.) Drej. + *Stereocaulon paschale* (L.) Hoffm.)	31
	Гарриманеллиево-моховая (*Harrimanella hypnoides* + *Vaccinium vitis-idaea* L. + *Kiaeria starkei* (Web. et Mohr) J. Hag.)	27
	Ивково-лишайниковая (*Salix polaris* Wahlenb. + *Empetrum hermaphroditum* + *Cetraria islandica* (L.) Ach.)	11
	Пустошь (пятна голого грунта)	31
Воронично-черничное	Воронично-черничная (*Vaccinium myrtillus* L. + *Empetrum hermaphroditum* + *Avenella flexuosa*)	100
Злаковое	Злаковая (*Nardus stricta* L. + *Avenella flexuosa* + *Carex bigelowii* Torr. ex Schwein.)	100
Лишайниковое	Лишайниковая (*Empetrum hermaphroditum* + *Vaccinium uliginosum* L. + *Cetratia islandica* + *Cladina mitis* (Sandst.) Hustich + + *Cetraria nivalis* (L.) Ach.)	70
	Пустошь (пятна голого грунта)	30

торых изучение CO_2-газообмена проводили с помощью инфракрасных газоанализаторов (Infralyt-4, VEB JUNCALOR DESSAU, DDR; ГИАМ-15, «Аналитприбор», Россия) по общепринятой методике (Вознесенский, 1986). На площадках были установлены алюминиевые рамки, где на время экспозиции (3—5 мин), помещали ассимиляционные камеры из оргстекла (высота 15—30 см). Для каждой микрогруппировки в течение 4 вегетационных сезонов было получено 100—120 определений, обычно в утренние (9—12) часы. Измерения проводили, используя одни и те же площадки в суточных и сезонных циклах. Расчет интенсивности газообмена производили в мг CO_2 на м^2 площади, занимаемой микрогруппировкой, за единицу времени. Подробное описание особенностей определения CO_2-газообмена ненарушенных микрогруппировок горно-тундровой растительности опубликовано ранее (Шмакова и др., 1996).

Статистическая обработка данных проведена с помощью стандартного пакета программ «Statistica 5.5» и «Microsoft Excel».

Результаты и обсуждение

Суточная динамика CO_2-газообмена

Дневные и суточные изменения фотосинтетической активности при естественном сочетании основных факторов среды в лабораторных опытах, помимо информации об особенностях процесса, являются еще и отражением методики постановки экспериментов, связанных с помещением в камеры отделенных ассимилирующих органов растений. Опыты с определением фотосинтеза целых сообществ также не лишены подобных воздействий. Однако возможность повторения измерений в разные сроки и при разных условиях среды на одних и тех же участках раститель-

ного покрова позволяют с большей достоверностью судить о характере изменений процесса газообмена.

Около половины вегетационного периода растений Хибин происходит в условиях полярного дня. Причем самое эффективное по продолжительности и интенсивности освещения время (июнь) — это начало распускания и роста листьев, а к периоду полного их развития (вторая декада июля) круглосуточное солнцестояние уже заканчивается. В ночные часы полярного дня, когда солнце опускается за вершины гор, растения прямого света не получают. Наши многолетние наблюдения за изменениями метеоусловий в местообитаниях исследуемых сообществ в течение вегетации показали, что освещенность в первой половине дня обычно сильно колеблется из-за туманов и переменной облачности, резкое снижение вечером происходит к 20—21 ч, а утренний подъем приурочен к 7—8 ч. Температура воздуха изменяется более равномерно, достигая максимума (15—20 °С) в 14—16 ч, и при этом понижается относительная влажность воздуха (до 40—50 %). Минимальная температура воздуха (4—5 °С) отмечена в 2—3 ч ночи, когда начинает повышаться относительная влажность воздуха, максимальные величины которой приходятся на 5—8 ч утра.

Данные по суточной динамике CO_2-газообмена получали ежегодно для всех изученных микрогруппировок. Максимальные величины дневного CO_2-газообмена большинства микрогруппировок приурочены к 9—11 ч дня, когда условия освещения (20—30 клк) и относительной влажности воздуха (60—75 %) наиболее благоприятны. Послеполуденное снижение интенсивности поглощения углекислоты в большей степени обусловлено повышением температуры и понижением относительной влажности воздуха, что приводит к некоторому водному дефициту. В табл. 2 представлены максимальные и минимальные величины газообмена изученных микрогруппировок в разные годы в дневные (7—15) часы полярного дня. Можно видеть, что различия максимальных величин газообмена в микрогруппировках достигают 3—4 раз, а минимальных — 10 и более раз. Возможно, максимальные величины газообмена определяются оптимальным сочетанием внешних факторов, в то время как минимумы — стрессовыми ситуациями, когда освещенность, температура и влажность могут оказаться в крайних значениях.

В предвечерние часы (17—19) отмечен второй менее значительный подъем, когда режим температуры и освещенности близок к оптимальному. Ночной период отрицательных величин газообмена в большинстве сообществ отмечен в период с 21—22 до 4—6 ч утра.

ТАБЛИЦА 2

Диапазон дневных величин углекислотного газообмена (мг $CO_2/м^2 \cdot ч$) микрогруппировок (объяснения в тексте)

Микрогруппировка	Всего определений	Годы					
		1999		2000		2001	
		max	min	max	min	max	min
Злаковая	24	288	103	—	—	388	240
Ивково-лишайниковая	36	252	6	186	52	271	76
Гарриманеллиево-моховая	36	200	6	103	5	195	56
Гарриманеллиево-лишайниковая	36	177	25	127	28	199	21
Воронично-черничная	36	126	49	110	25	102	12
Лишайниковая	36	107	6	90	11	80	12

На рис. 1 представлены результаты суточных измерений CO_2-газообмена и основных метеофакторов для злаковой и лишайниковой микрогруппировок. Эти микрогруппировки наиболее резко отличаются по продуктивности и характеру изменений углекислотного газообмена. В злаковой микрогруппировке интенсивность газообмена в течение всего дня заметно более высокая (до 400 мг $CO_2/м^2$), чем в кустарничковых (менее 300 мг $CO_2/м^2$) и лишайниковых (менее 200 мг $CO_2/м^2$), газообмен становится отрицательным уже в 20 ч, что связано с большим светолюбием этого типа растений. В лишайниковой микрогруппировке к 13 ч газообмен становится отрицательным, так как во второй половине дня влажность воздуха снижается до 40 %. Лимитирующим фактором газообмена этой жизненной формы является влажность таллома. Нижняя граница относительной влажности воздуха для осуществления фотосинтеза у лишайников — 80—96 % (Лархер, 1978; Longton, 1988). Такой уровень в суточном цикле в условиях горной тундры обычен в 5—7 ч утра.

Характер зависимости CO_2-газообмена микрогруппировок от основных метеофакторов определяется доминированием в них растений тех или иных жизненных форм. Статистическая обработка зависимости величин CO_2-газообмена от каждого из регистрируемых метеофакторов в отдельности в суточной динамике выявила достоверные различия по этому показателю между лишайниковыми, кустарничковыми и злаковой микрогруппировками. Реакция разных кустарничковых микрогруппировок на изменения основных факторов среды выражена в уровне максимальных значений газообмена при оптимальном сочетании метеофакторов в течение суток. Многофакторный регрессионный пошаговый анализ позволил получить полиномиальные модели зависимости CO_2-газообмена микрогруппировок в суточной динамике от комплекса основных факторов среды (табл. 3). 53—94 % вариа-

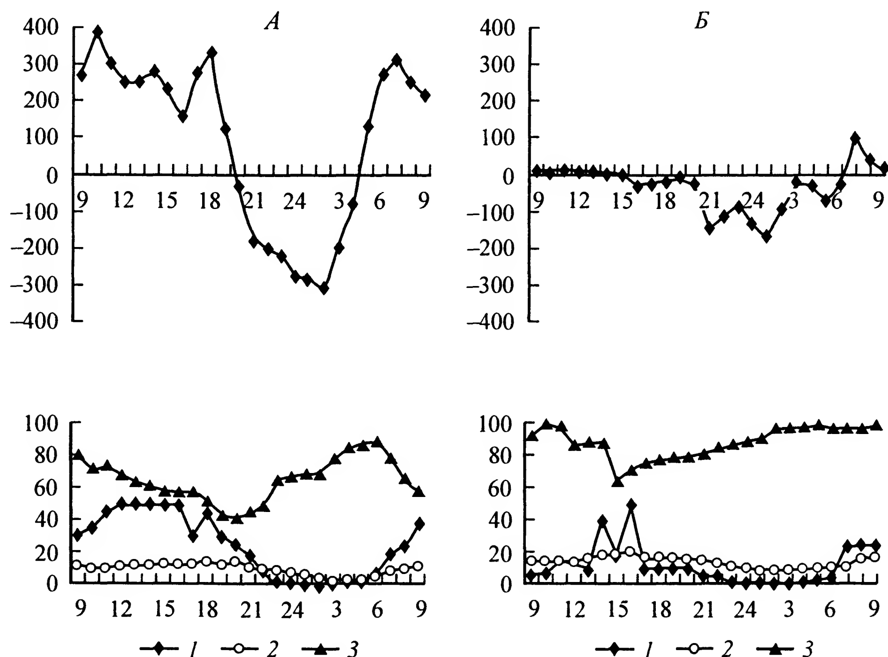


Рис. 1. Суточная динамика наблюдаемого CO_2-газообмена в злаковой (*А*) и лишайниковой (*Б*) микрогруппировках горной тундры Хибин.

По оси ординат — газообмен, мг $CO_2/м^2 \cdot ч$, по оси абсцисс — время суток, час; по оси ординат внизу — метеофакторы: *1* — освещенность, клк; *2* — температура воздуха, °С; *3* — относительная влажность воздуха, %.

ТАБЛИЦА 3

Полиномиальные модели зависимости CO_2-газообмена микрогруппировок в суточной динамике от основных факторов среды

Микрогруппировка	Уравнение множественной регрессии	R^2, %	F-критерий
Гарриманеллиево-моховая	$y = -970.25 - 0.14\,I^2 + 90.12\,T + 11.72\,M + 0.13\,IM - 1.13\,TM$	80.2	15.4
Гарриманеллиево-лишайниковая	$y = -872.23 + 25.82\,I + 44.96\,T + 7.82\,M - 1.28\,IT - 0.21\,IM$	78.1	13.6
Ивково-лишайниковая	$y = -139.52 + 83.67\,I - 168.48\,T + 6.92\,T^2 - 3.59\,IT - 0.72\,IM + 2.01\,TM$	66.7	6.1
Злаковая	$y = -1426.52 + 55.34\,I - 0.46\,I^2 + 16.12\,M - 0.31\,IM$	93.5	72.3
Воронично-черничная	$y = 1982.78 + 40.69\,I - 227.95\,T + 5.58\,T^2 - 38.61\,M + 0.17\,M^2 - 1.58\,IT - 0.36\,M + 2.34\,TM$	81.3	8.71
Лишайниковая	$y = -331.42 + 23.99\,T + 0.04\,M^2 - 0.15\,IT$	53.1	7.92

Примечание. (I — освещенность, T — температура воздуха, M — относительная влажность воздуха) при n = 25, $p < 0.001$; уравнения содержат только статистически значимые члены.

ций величин углекислотного газообмена в суточной динамике связано с их влиянием. Максимальная величина R^2 отмечена для злаковой микрогруппировки, а минимальные — для лишайниковых. В табл. 3 приведены максимально упрощенные уравнения, содержащие только статистически значимые коэффициенты при независимых переменных. Для расчета силы влияния отдельных факторов на углекислотный газообмен были использованы уравнения, содержащие все параметры (Елисеева, Юзбашев, 1995). По силе воздействия факторов на CO_2-газообмен наиболее значимыми оказались относительная влажность и температура воздуха, а также их взаимодействие. В большинстве микрогруппировок выявлена слабая положительная связь газообмена с освещенностью.

В суточной динамике микрогруппировок не выявлено полуденной депрессии наблюдаемого фотосинтеза, как это неоднократно отмечали при работах с отделенными листьями растений (Герасименко, Швецова, 1989, и др.). По-видимому, сообщества имеют более широкий диапазон реакций физиологических процессов на изменение факторов среды, а целостный растительный покров меньше страдает от дефицита влаги.

Сезонная динамика CO_2-газообмена

Определения сезонных изменений интенсивности наблюдаемого фотосинтеза в естественных условиях позволяют получить первичные данные о зависимости этого процесса от различных внешних и внутренних факторов, необходимые для понимания формирования продуктивности растений.

Бóльшая часть лета — до 2-й декады июля — это период круглосуточного полярного дня, но начало вегетации у многих растений в условиях Хибин задерживается из-за низких температур до конца июня, так что всего около месяца рост происходит при непрерывном дне. Только вечнозеленые и зимнезеленые формы с самого начала вегетации способны ассимилировать углекислоту и использовать преимущества полярного дня. Интенсивность фотосинтеза склерофильных листьев вечнозеленых кустарничков в 2 и более раза ниже, чем у листопадных кустарничков и разнотравья. Однако такая низкая производительность компенсируется большей про-

должительностью жизни листьев в течение сезона. Листопадные кустарнички имеют более высокий уровень ассимиляции, но более короткий период жизнедеятельности. Таким образом, фотосинтетическая продуктивность зависит от продолжительности жизни листьев. Лишайники и мохообразные отличаются чрезвычайно низкой фотосинтетической активностью и малой продуктивностью. Причиной этого являются низкое содержание хлорофиллов и высокая чувствительность к изменениям водного режима. Уровень плато светового насыщения и оптимальной температуры для фотосинтеза этих растений ниже, чем у цветковых. Фотосинтез мохообразных и лишайников раньше начинается весной и позже заканчивается осенью. Эти преимущества, несмотря на низкую фотосинтетическую активность, позволяют им доминировать в тундровых сообществах.

Принято считать, что в арктических и субарктических регионах в связи с общим недостатком тепла за короткий вегетационный период изменения фотосинтетической активности более всего зависят от хода температур воздуха и почвы. Во все годы наших наблюдений температура воздуха максимальна во 2-й и 3-й декадах июля, в августе начинается постепенное понижение температуры вплоть до заморозков в конце месяца. Средняя температура воздуха за вегетационные периоды 1999—2002 гг. варьирует незначительно — 8.2—9.8 °С, тогда как в отдельные декады и месяцы диапазон изменений значительно шире, как например, в 1-й декаде июля и 1-й декаде сентября. Наиболее холодным и влажным был 2000 г., а теплым и сухим — 2002 г. Средняя температура сентября уже не превышает 4.0—6.8 °С. Относительная влажность воздуха в среднем в течение вегетации колеблется в пределах 70—90 %, максимум отмечается обычно во 2—3-й декадах августа. Сравнение со среднемноголетними данными не выявило заметных отличий лет исследований, за исключением 2002 г., который оказался более засушливым (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Характеристика метеоусловий местообитаний в горной тундре Хибин (оригинальные данные)

Месяцы	Годы									
	1999		2000		2001		2002		1982—2002*	
	°С	%	°С	%	°С	%	°С	%	°С	Осадки, мм
Июнь	—	—	—	—	—	—	9.9	52.8	9.9	62.6
1-я декада	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2-я декада	—	—	—	—	—	—	10.1	52.8	—	—
3-я декада	—	—	13.9	74.1	9.4	62.7	9.8	60.7	—	—
Июль	11.9	80.1	12.2	71.5	12.2	75.2	14.0	73.4	13.2	93.2
1-я декада	11.5	83.3	8.9	72.3	8.3	75.4	15.3	76.2	—	—
2-я декада	14.1	70.1	15.3	72.6	16.7	77.1	12.7	70.5	—	—
3-я декада	10.2	87.0	12.5	69.5	11.7	73.0	13.9	73.5	—	—
Август	9.2	78.4	8.5	86.4	10.5	80.9	9.8	84.0	10.5	80.6
1-я декада	10.1	76.9	10.6	76.0	10.6	79.3	8.8	82.4	—	—
2-я декада	10.6	83.9	6.6	93.1	11.7	86.2	10.3	83.4	—	—
3-я декада	6.9	74.5	8.2	90.2	9.1	77.1	10.4	86.1	—	—
Сентябрь	6.4	79.6	4.0	85.2	6.8	83.4	4.6	86.3	5.8	83.6
1-я декада	10.8	74.8	4.2	88.9	9.5	81.4	7.0	85.8	—	—
2-я декада	4.8	79.0	3.8	90.1	10.8	90.6	2.1	86.7	—	—
3-я декада	3.7	84.9	4.1	76.7	0.1	78.3	—	—	—	—
В среднем за сезон	9.2	79.3	8.2	81.0	9.8	79.8	9.6	75.1	9.9	80.0

Примечание. °С — среднемесячная температура воздуха, % — среднемесячная относительная влажность воздуха, * — данные Центра лавинной безопасности ОАО «Апатит».

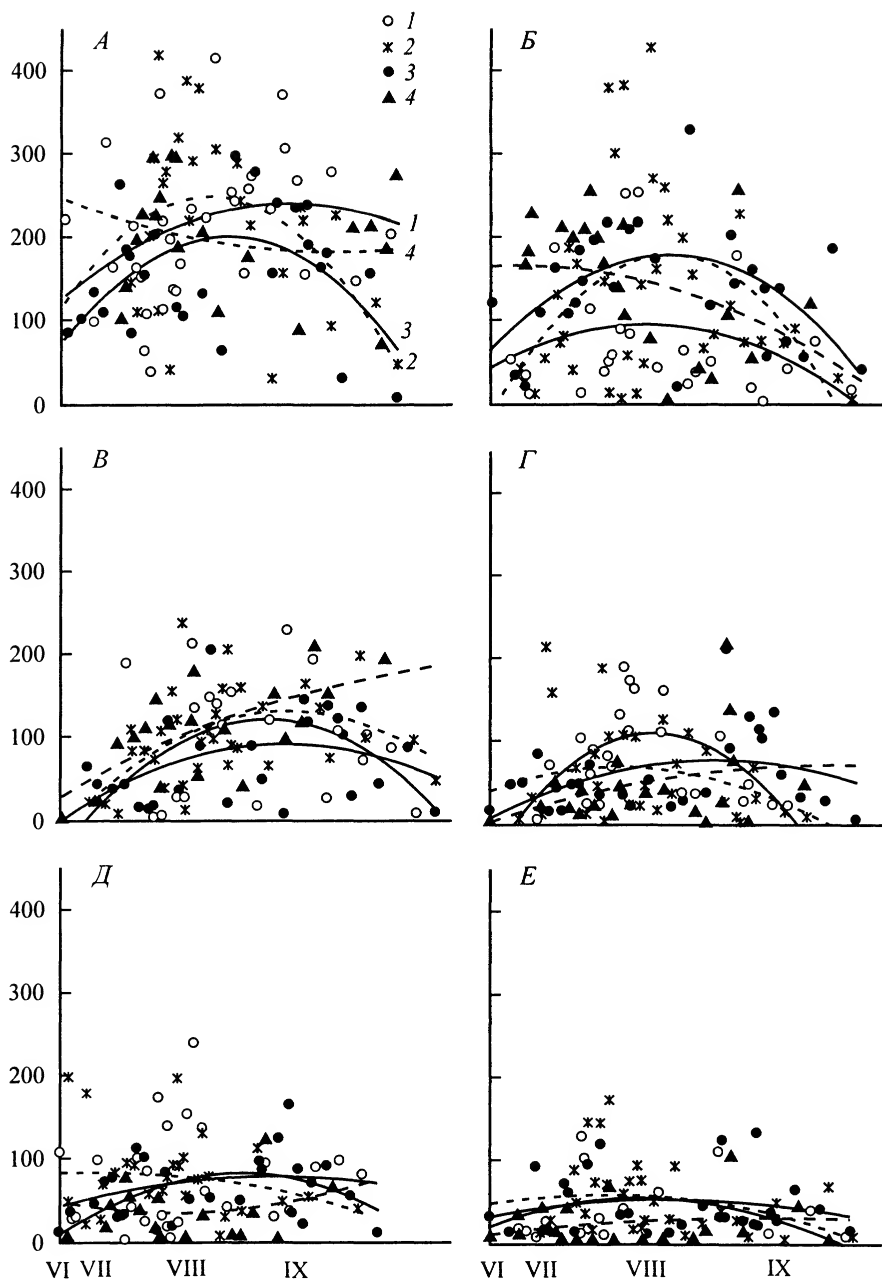


Рис. 2. Сезонная динамика наблюдаемого CO_2-газообмена микрогруппировок растительных сообществ горной тундры Хибин.

Микрогруппировки: *А* — злаковая, *Б* — ивково-лишайниковая, *В* — гарриманеллиево-моховая, *Г* — вороничночерничная, *Д* — гарриманеллиево-лишайниковая, *Е* — лишайниковая. Линии тренда по годам: *1* — 1999, *2* — 2000, *3* — 2001, *4* — 2002. По оси ординат — газообмен, мг $CO_2/м^2 \cdot ч$, по оси абсцисс — месяцы вегетации.

Для характеристики ассимиляционной деятельности растительных сообществ в естественных местах обитания большое значение имеют изменения величин CO_2-газообмена в течение вегетационных сезонов. Вероятно, факторы внешней среды, действуя в комплексе и сочетании друг с другом, привели в процессе эволюции к такому положению, что в среднем фотосинтез осуществляется на близком к оптимальному уровне, благодаря чему обеспечивается стабильное существование фитоценотических структур. На рис. 2 представлены полученные нами данные определений CO_2-газообмена за период исследований. Для каждого сообщества показаны линии тренда, описывающие ежегодные средние изменения газообмена. Видно, что диапазон изменений средних величин газообмена в период наибольшего развития ассимилирующих органов растений (июль—начало августа) четко зависит от видового состава сообществ. Так, в злаковом сообществе этот диапазон составляет 180—250 мг $CO_2/м^2 \cdot ч$, в ивково-лишайниковом — 95—180, в гарриманеллиево-моховом — 90—140, в воронично-черничном — 50—100, в гарриманеллиево-лишайниковом — 30—80 и в лишайниковом — 30—60 мг $CO_2/м^2 \cdot ч$. Заметные колебания трендов в начале и конце вегетации связаны с резкими колебаниями температуры и относительной влажности воздуха.

Анализ сезонных величин углекислотного газообмена показал, что максимальные величины характерны для сообществ, где доминируют злаки, осоки и листопадные кустарнички. Гарриманеллиево-моховое сообщество, в котором этот показатель в 1.5—2 раза ниже, занимает среднее положение в ряду исследованных сообществ. Минимальный уровень газообмена отмечен в сообществах, где в растительном покрове доминируют лишайники. Следует отметить, что полученные данные четко подтвердили зависимость наблюдаемого газообмена сообществ с преобладанием лишайников (лишайниковое и гарриманеллиево-лишайниковое) от относительной влажности воздуха: максимальные величины отмечены в наиболее влажном 2000 г., а минимальные — в наиболее сухом 2002 г. В целом колебания среднесезонных величин газообмена по годам не превышают 10 % (табл. 5).

Таким образом, изучение суточной динамики CO_2-газообмена и значений дневных интенсивностей этого процесса за несколько вегетационных сезонов позволило оценить значимость основных факторов среды (освещенности, температуры и относительной влажности воздуха). Показано, что суточный ход CO_2-газообмена наиболее тесно связан с относительной влажностью и температурой воздуха и их взаимодействием. С освещенностью отмечена слабая положительная связь во всех микрогруппировках обоих местообитаний. Растительный покров горных тундр Хибин во время полярного дня осуществляет видимое поглощение углекислоты

ТАБЛИЦА 5

Сезонная динамика наблюдаемого газообмена (НГ, мг $CO_2/м^2 \cdot ч$) в сообществах горной тундры Хибин

Сообщество	Годы			
	1999		2000	
	n	НГ	n	НГ
Злаковое	34	213 ± 15	26	220 ± 21
Ивково-лишайниковое	33	85 ± 13	39	131 ± 18
Гарриманеллиево-моховое	28	92 ± 12	35	93 ± 9
Гарриманеллиево-лишайниковое	35	71 ± 9	33	78 ± 8
Воронично-черничное	28	78 ± 10	36	55 ± 8
Лишайниковое	23	41 ± 7	33	53 ± 8

Сообщество	Годы					
	2001		2002		Среднее	
	n	НГ	n	НГ	n	НГ
Злаковое	26	160 ± 15	19	201 ± 16	105	200 ± 9
Ивково-лишайниковое	27	139 ± 14	21	145 ± 18	120	123 ± 8
Гарриманеллиево-моховое	26	67 ± 10	20	99 ± 13	109	88 ± 5
Гарриманеллиево-лишайниковое	26	64 ± 8	20	36 ± 7	114	65 ± 4
Воронично-черничное	27	57 ± 8	21	44 ± 10	112	59 ± 5
Лишайниковое	27	48 ± 5	20	24 ± 6	103	44 ± 4

Примечание. n — количество определений.

в течение 18—20 ч. Во всех микрогруппировках в ночные часы выделение углекислоты преобладает над ее ассимиляцией в связи с низкими температурами воздуха и освещенностью. Достоверные различия по уровню газообмена и диапазону колебаний в течение суток выявлены между злаковой, кустарничковой и лишайниковой микрогруппировками. В сезонном аспекте максимальные величины углекислотного газообмена во всех сообществах приурочены к периоду наибольшего развития ассимилирующих органов.

Благодарности

Автор выражает благодарность О. А. Семихатовой и О. Д. Быкову за ценные советы и замечания при подготовке работы к публикации.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 01-04-48206 и 05-04-97518).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобкова К. С., Галенко Э. П. Физико-географические условия Ляльского лесоэкологического стационара // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера. СПб., 2001. С. 7—19.

Вознесенский В. Л. Об углекислотном газообмене растений // Физиол. раст. 1986. Т. 33. С. 305—312.

Герасименко Т. В., Швецова В. М. Основные итоги эколого-физиологических исследований фотосинтеза в Арктике // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., 1989. С. 65—114.

Елисеева И. И., Юзбашев М. М. Общая теория статистики. М., 1995. 368 с.

Замолодчиков Д. Г., Карелин Д. В., Иващенко А. И. Углеродный баланс тундровых ландшафтов Центральной Сибири: наблюдения и моделирование на геоинформационной основе // Журн. общ. биол. 1997. Т. 58. № 2. С. 15—34.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. № 1—2. С. 1—85.

Карелин Д. В., Замолодчиков Д. Г., Гильманов Т. Г. Запасы и продукция углерода в фитомассе тундровых и лесотундровых экосистем России // Лесоведение. 1995. № 5. С. 29—36.

Лархер В. Экология растений. М., 1978. 384 с.

Медведев П. М. Роль тепла и влаги для жизни растений в тундровых климатических условиях (на примере Хибинских гор). М.; Л., 1964. 103 с.

Назаров С. К., Сивков М. Д., Некучаева Е. В. Некоторые эколого-физиологические аспекты фотосинтеза арктических растений // Структурно-функциональная организация фитоценозов на Крайнем Севере. Сыктывкар, 1994. С. 121—136.

Политова Н. Ю. Запас фитомассы и некоторые аспекты продукционного процесса в сообществах горной тундры Хибин: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1990. 19 с.

Федоров-Давыдов Д. Г. Дыхательная активность тундровых биогеоценозов и почв Колымской низменности // Почвоведение. 1998. № 3. С. 291—301.
Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.
Шмакова Н. Ю., Лукьянова Л. М., Булычева Т. М., Кудрявцева О. В. Продукционный процесс в сообществах горной тундры Хибин. Апатиты, 1996. 125 с.
Longton R. E. Physiological processes and response to stress // The biology of polar bryophytes and lichens. Cambridge, 1988. P. 141—210.
Oechel W. C., Vourlitis G. L. The effects of climate change on arctic tundra ecosystems // Trends Ecol. Evolution. 1994. Vol. 9. P. 324—329.
Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

SUMMARY

The diurnal and seasonal changes of CO_2-exchange were studied in mountain tundra communities of Khibiny. The relative air humidity and temperature were significant factors of the changes in photosynthesis, while their dependence of lighting was weak. The maximum of CO_2-exchange was observed at the period with maximal area of leaves. This maximum was typical of the communities with dominance of summergreen life forms.

УДК 630.161.2 : 630.811.4 : 630.174 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 12

© **В. Ф. Забуга, Г. А. Забуга**

ОЦЕНКА ЗАТРАТ НА ДЫХАНИЕ ВЕТВЕЙ *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*) ПО ИХ РАДИАЛЬНОМУ РОСТУ

V. F. ZABUGA, G. A. ZABUGA. THE ESTIMATION OF RESPIRATORY EXPENSES OF *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*) BRANCHES BY THEIR RADIAL GROWTH

Ангарская государственная техническая академия МО РФ
665835 Ангарск Иркутской обл., ул. Чайковского, 60
Тел./факс (8-395-1) 67-18-32
Поступила 14.04.2005

В течение ряда лет исследовались временнáя динамика дыхательного газообмена CO_2 и радиальный прирост разновозрастных побегов ветвей в разных частях кроны *Pinus sylvestris* (сосна обыкновенная), произрастающей в мертвопокровном высокополнотном насаждении II—III классов возраста в лесостепном Предбайкалье. Установлена зависимость дыхательного газообмена CO_2 от ширины годичных колец и определены дыхательные затраты в расчете на 1 мм радиального прироста побегов кроны. Отдельно была проведена оценка выделения CO_2 побегами текущего года жизни кроны сосны. Их суммарное за вегетационный период дыхание в среднем составило чуть больше 25 % от дыхания кроны, а дыхание ветвей кроны от дыхания ствола сосны — около 50 %.
Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, дыхательный газообмен CO_2, радиальный рост, разновозрастные побеги, скелетные ветви, затраты на дыхание.

В углекислотном балансе древесного растения потери CO_2 связывают прежде всего с дыханием надземных органов, в которое входит и дыхание ветвей. В ранних работах последнее считалось малым (Лир и др., 1974), включалось в «дыхание древесины (надземных частей)», или «стеблей» (Лархер, 1978). Позднее, исходя из представлений о небольшой величине дыхания ветвей, оно также отдельно не рассматривалось в балансе газообмена CO_2 (Молчанов, 1990), а если и рассматривалось, то его доля оценивалась как незначительная (Цельникер и др., 1993) и не отделялась от дыхания ствола (Кайбияйнен и др., 1999а). Однако, согласно некоторым оценкам, дыхание ветвей могло существенно превышать по своей величине дыхание всех других органов дерева (листьев, ствола и корней) как в пересчете на

1 м^2 поверхности почвы (Kinerson, 1975), так и на объем заболони (Damesin et al., 2002).

Сама по себе оценка газообмена CO_2 ветвей, особенно взрослого древесного растения, в том числе и хвойного, сложна и требует изучения особенностей стратегии их роста и развития в рамках довольно протяженной кроны (Stole, Shmid, 1998; Антонова, Тертерян, 2000). Поскольку ветви, как и ствол, обладают признаками массивных органов, важны все методические подходы к определению их дыхания на уровне отдельных тканей (Кайбияйнен и др., 1998; Cernusak et al., 2000; Pruyn et al., 2002), раскрывающие физико-химические аспекты выделения углекислого газа наружу. Известно, что кора ствола и стеблей побегов ветвей деревьев содержит пигментный слой, реассимилирующий часть CO_2 дыхания (Foote, Schaedle, 1976; Забуга, Забуга, 1981). Это обстоятельство, как и наличие на побеге листьев (хвои), делает газообмен CO_2 ветвей результатом нескольких по сути разных процессов. Поэтому такой газообмен требует расчленения и определения составляющих, в том числе и такой, как «дыхание стебля побега» (Falge et al., 1996).

Суммарное выделение CO_2 дыхания ветвей связано с учетом их поверхности или массы. Распределение и превращение ассимилятов в биомассу ветвей находится под контролем иерархии положений родительских побегов, возраста ветвей, высоты дерева (Vanninen et al., 1996; Kellomaki et al., 1999). При этом изменчивость массы ветвей у хвойных практически полностью определялась не только местоположением ветвей в кроне, но и изменчивостью их диаметра и длины, размерами охвоенных частей (Monserud, Marchall, 1999).

По-видимому, особенности роста ветвей и формирования кроны на разных этапах развития древесного растения, специфика их углекислотного газообмена, начиная от внутритканевых путей CO_2 до выхода его наружу, а также способы расчета в значительной мере определяют противоречивость интегральных оценок дыхания крон как на уровне отдельного организма, так и целого насаждения. Все это в целом обусловливает определенный научно-практический интерес к данной проблеме. Поэтому цель работы состояла в изучении газообмена CO_2 и роста побегов ветвей различных частей кроны, определении их массы, поверхности и разработке способа оценки дыхания кроны модельного дерева сосны обыкновенной в резко континентальном климате лесостепного Предбайкалья.

Материал и методика

Материал по *Pinus sylvestris* — сосны обыкновенной, получен на опытном участке в 80 км к северо-востоку от г. Иркутска. В физико-географическом отношении этот участок является частью Предбайкальской впадины, представляющей собой пологую холмистую равнину с высотными отметками 500—600 м. По геоботаническому районированию территория участка относится к Ольхонско-Приангарскому сосново-лесостепному округу. По сравнению с другими лесостепными районами лесостепное Предбайкалье характеризуется значительной облесенностью и недостаточным увлажнением, а леса представлены большим числом видов растений (Бояркин, 1972).

Район наблюдений характеризуется резко континентальным климатом. Средняя годовая температура воздуха –3 °С. Среднее годовое количество осадков — 271 мм, причем в течение года они распределяются крайне неравномерно. В зимне-весенний период выпадает 30—40 мм, а остальное их количество приходится на вторую половину периода вегетации (июль—сентябрь). Отличительная особен-

ность климата — низкая влажность воздуха в период с апреля по июнь (6—10 %). Среднегодовое количество дней с относительной влажностью воздуха 30 % и менее составляет 37. Коэффициент увлажнения, рассчитанный по формуле Н. Н. Иванова, частично измененной Н. С. Брекеном (Атлас..., 1962) применительно к Иркутской обл., равен 0.6—0.8. Это свидетельствует о недостаточном увлажнении района исследований.

Наблюдения проводили в течение 1976—2004 гг. на опытном участке, представляющем собой высокополнотный мертвопокровный сосняк II с последующим переходом его в III класс возраста, класс бонитета I. В начале исследований состав, средняя высота и диаметр составляли 9С1Л, 12.1 м и 18 см, а в конце — 10СЛ, 22.2 м и 24 см соответственно.

Для расчета выделения углекислоты ветвями сосны использовали результаты изучения CO_2-газообмена разновозрастных побегов ветвей верхней и средней частей кроны. Регистрацию последнего осуществляли в 1976—1986 гг. в специальных камерах с помощью многоканальной газометрической установки, смонтированной на основе инфракрасного газоанализатора «Инфралит-III» с областью измерения от 0 до 0.05 % CO_2 по объему. Газообмен CO_2 ветвей изучали в полиэтиленовых камерах с каркасом из проволоки. Объем камер для изучения CO_2-газообмена составлял примерно 180 $см^3$. Скорость тока воздуха через камеры была постоянной (50 л/ч). Камеры на поверхности ветвей устанавливались с южной стороны, чтобы исключить возможные в течение вегетации различия в интенсивности их дыхания, обусловленные разной экспозицией.

При оценке выделения CO_2 ветвями кроны за сутки учитывали их углекислотный газообмен на свету в дневные и выделение CO_2 в ночные часы. В опытах были использованы обесхвоенные побеги, в том числе и побеги, хвоя которых удалялась накануне опыта. В предварительных экспериментах исследовали характер изменения интенсивности газообмена CO_2 побега, у которого хвоя опала естественным путем, и побега, часть хвои которого была удалена. Измерения показали, что удаление хвои с поверхности побега вызывало увеличение интенсивности газообмена CO_2 в 1.5—2 раза в первые 2—3 ч. Затем выделение углекислоты с поверхности обесхвоенного побега стабилизировалось и как по характеру временны́х его изменений, так и интенсивности газообмена CO_2 мало чем отличалось от газообмена побега с естественно опавшей хвоей.

Радиальный рост ветвей исследовали методом микроскопического анализа образцов древесины. Высечки древесины ветвей вырезали из средних частей побегов, расположенных в основании и у вершины скелетных ветвей. Кроме того, у ветвей исследуемых частей кроны дополнительно брали образцы разновозрастных побегов скелетных ветвей. Из образцов древесины на санном микротоме с приспособленным к нему термоохлаждающим столиком (ТОС-II) делали поперечные срезы, на которых определяли ширину годичного кольца (ШГК) с помощью микроскопа (МБИ-3) или бинокулярной лупы. В анализе использовали ежегодные и среднемноголетние величины ШГК в расчете на образец. Каждая из этих величин получена на основе измерения радиального прироста колец в 4 диаметрально противоположных направлениях.

Независимо от порядка ветвления побеги разных лет жизни ветвей кроны делили по их толщине на фракции «толстые» (с диаметром >1 см) и «тонкие» (с диаметром <1 см). Последние являлись в основном охвоенными. Поверхность ветвей определяли путем расчетов, исходя из их веса и боковой поверхности цилиндра, который вырезали из срединной части толстых и тонких ветвей. По данным, полученным на образцах тонких и толстых ветвей, рассчитывали площадь поверхности всей кроны.

Прирост средних ветвей по радиусу изучали на 3—5 модельных деревьях сосны, которые спиливали в конце сентября—октябре для определения биомассы ее органов (хвоя, ветви и др.). При этом использовали методику А. А. Молчанова и В. В. Смирнова (1967), а также методические рекомендации И. В. Каменецкой (1970) и М. Г. Семечкиной (1978). Кроме того, отдельные морфометрические показатели кроны (протяженность, количество мутовок и ветвей) определяли на 15—18 деревьях с трехуровневых деревянных вышек, построенных на опытном участке еще в начале исследований (1976 г.). Дыхание ветвей изучали на 3 предварительно отобранных, растущих рядом с вышками средних деревьях, интенсивность газообмена CO_2 которых минимально отклонялась от средней. Статистическая обработка результатов проводилась с использованием программ Excel и Statistica v5.5.

Результаты и обсуждение

Подход к определению суммарного выделения CO_2 кроной опирался на общее положение о том, что «скорость роста растений тянет за собой интенсивность дыхания» (Семихатова, 2000, с. 25), и на конкретную связь, существующую между дыханием и ростом структурных элементов кроны. Поэтому в статье рассмотрели сначала ростовую, а затем дыхательную характеристики кроны сосны.

Ростовая модель кроны сосны как части системы взрослого дерева включала в себя общую и отдельную характеристику главных ее структурных элементов. Общая характеристика кроны представлена в табл. 1. Как видим, изменения показателей структуры кроны модельного дерева даны при разных целочисленных значениях диаметра ствола на высоте 1.3 м ($D_{1.3}$) и его высоты (H). При этом длина (L), количество мутовок (N), ветвей кроны (n) и их масса (m) увеличивались соответственно диаметру и высоте дерева. Крона сосны разбивалась на 3 уровня, что имело вполне определенное физиологическое обоснование (Забуга, Забуга, 1983). Наибольшее количество скелетных ветвей отмечалось в верхнем, а наименьшее — в нижнем уровне кроны. При этом абсолютно сухая масса была значительно больше у ветвей разных порядков ветвления нижнего по сравнению со средним и верхним уровнями кроны.

Поверхность ветвей определялась не только по уровням, но и их фракциям (тонкие и толстые) в каждом уровне кроны (табл. 2). Необходимость определения площади поверхности ветвей была обусловлена способом измерения и выражения интенсивности дыхательного газообмена CO_2 на единицу площади поверхности опытных участков побегов.

Как оказалось, поверхность ветвей и отдельных их фракций в каждом уровне кроны тесно коррелировала с диаметром ствола модельного дерева на высоте груди. Так, коэффициенты корреляции между $D_{1.3}$ и площадью поверхности тонких ветвей верхнего, среднего и нижнего уровней кроны составляли 0.88, 0.76 и 0.92, а между $D_{1.3}$ и площадью поверхности толстых ветвей этих же уровней — 0.97, 0.99 и 0.95 соответственно (все «r» отличаются от нуля при уровне значимости $p < 0.05$). Тесная корреляция свидетельствовала о наличии практически прямолинейной зависимости между изменчивостью рассматриваемых переменных.

Фракцию тонких ветвей разделяли на 2 группы, одной из которых были побеги текущего года жизни (табл. 2). Площадь их поверхности составляла заметную долю от общей площади поверхности тонких ветвей особенно в верхнем (от 15 до 37 %) по сравнению со средним (15—19 %) и нижним (10—16 %) уровнями кроны.

ТАБЛИЦА 1

Изменение показателей структуры кроны модельного дерева сосны обыкновенной

$D_{1.3}$, см	H, м	L кроны, м	N, шт.	Количество ветвей в разных частях кроны (n), шт.				Абсолютно сухая масса ветвей разных частей кроны (m), кг			
				верхняя	средняя	нижняя	общая	верхняя	средняя	нижняя	общая
18	12.1	9.0	15 ± 1	22 ± 2	18 ± 2	14 ± 2	54 ± 2	1.1 ± 0.03	5.5 ± 0.31	6.0 ± 0.14	12.6 ± 0.48
19	13.8	9.0	18 ± 1	26 ± 2	21 ± 2	13 ± 2	60 ± 2	1.1 ± 0.04	6.8 ± 0.38	6.7 ± 0.3	14.6 ± 0.72
20	15.5	9.4	20 ± 1	29 ± 1	26 ± 1	16 ± 1	71 ± 1	1.9 ± 0.04	8.3 ± 0.33	8.0 ± 0.43	18.2 ± 0.8
21	16.8	9.6	22 ± 1	34 ± 2	29 ± 2	16 ± 2	79 ± 2	2.3 ± 0.02	9.5 ± 0.6	10.8 ± 0.85	22.6 ± 1.47
22	18.5	9.3	23 ± 1	38 ± 2	30 ± 3	17 ± 2	85 ± 2	3.1 ± 0.07	10.1 ± 0.45	12.0 ± 0.73	25.2 ± 1.25
23	20.1	10.1	26 ± 1	42 ± 2	29 ± 2	16 ± 2	87 ± 2	2.9 ± 0.17	10.1 ± 0.55	13.0 ± 0.37	26.0 ± 1.09
24	21.9	9.8	27 ± 1	43 ± 2	30 ± 2	17 ± 2	90 ± 2	3.1 ± 0.06	11.7 ± 0.62	12.4 ± 0.66	27.2 ± 1.34

Примечание. $D_{1.3}$ — диаметр ствола на высоте 1.3 м, H — высота модельного дерева, L — длина кроны, N — количество мутовок в кроне, ± — ошибка среднего арифметического.

ТАБЛИЦА 2

Распределение площади поверхности ветвей кроны по уровням и фракциям при разном диаметре ствола модельного дерева сосны обыкновенной

Диаметр ствола на высоте 1.3 м, см	Площадь поверхности ветвей и их структурных элементов в разных уровнях кроны, дм²									Общая площадь поверхности ветвей кроны, м²
	верхний			средний			нижний			
	Фракции ветвей кроны									
	тонкие		толстые	тонкие		толстые	тонкие		толстые	
	побеги текущего года жизни	побеги других возрастов		побеги текущего года жизни	побеги других возрастов		побеги текущего года жизни	побеги других возрастов		
18	34	58	34	69	289	196	47	255	222	12.0
19	29	54	41	57	356	254	42	236	264	13.3
20	42	91	72	95	485	284	55	262	321	17.1
21	41	127	83	94	527	342	65	338	441	20.6
22	37	205	108	100	463	395	63	442	474	22.9
23	34	148	121	92	425	413	58	527	500	23.2
24	37	184	117	97	545	460	62	454	490	24.5
Средняя по фракциям	160		82	528		335	415		387	19.1
Средняя по уровням кроны	242			863			805			

Структурным элементом ростовой модели кроны считали скелетную ветвь (ось первого порядка) и ее разновозрастные побеги, отдельно рассматривая побег текущего года жизни. Изменение ростовых показателей наблюдали в горизонтальном направлении (от вершины к основанию ветви) и по вертикальному профилю кроны, сравнивая показатели роста у одновозрастных побегов.

Длина скелетной ветви в пределах каждой мутовки увеличивалась в направлении от верхней к нижней части кроны сосны за счет нарастания новых побегов. С возрастом характер прироста в длину ветвей разных порядков ветвления существенно меняется (Цельникер и др., 1993; Антонова, Тертерян, 1997). Основные изменения были связаны с тем, что по мере роста дерева в высоту и удлинения ветвей образующие их побеги укорачивались, особенно в нижней части кроны. «Укорочение побегов» являлось закономерным этапом процесса постепенного отмирания ветвей (Rust, Roloff, 2001).

Заполнение кроной древесного растения окружающего пространства происходит не только за счет удлинения ветвей, но и их утолщения. Известно, что ветви, как и ствол, имеют латеральные меристемы и ежегодно прирастают в радиальном направлении. Если рост побегов текущего года жизни связан главным образом с деятельностью апикальной меристемы и изменением их длины, то рост побегов других возрастов — с деятельностью камбия и формированием годичного кольца прироста. Поэтому ширину годичного кольца разновозрастных побегов скелетных ветвей использовали в качестве основного критерия роста в рассматриваемой ростовой модели кроны сосны.

Исследование радиального прироста разновозрастных побегов скелетных ветвей, расположенных в разных частях кроны сосны, позволило установить, что в отличие от изменения их длины, которая уменьшалась от основания к вершине ветви, ширина годичных колец (ШГК) прироста побегов увеличивалась в этом же направлении (рис. 1, *А*). Обнаружено, что ШГК побегов вершины ветви в разных частях кроны сосны была выше, чем ШГК побегов, находящихся в ее основании (различия были достоверны при уровне значимости 0.05). При этом ежегодные изменения радиального прироста побегов в основании скелетных ветвей среднего и особенно нижнего уровней кроны характеризовались, как правило, отчетливой границей перехода от широких к узким годичным кольцам (рис. 1, *В*). Очевидно, что широкие годичные кольца первых лет жизни ветви образовались в годы, когда ветвь находилась в условиях более благоприятного соотношения приходной и расходной статей баланса органического вещества верхней части кроны (Цельникер и др., 1993). При этом у молодых побегов ветвей исследованных уровней кроны подобная граница в изменении ежегодной ШГК еще отсутствовала. Таким образом, этап развития ветви, обозначенный как «укорочение побегов», связан не только с уменьшением длины, но и снижением величины их ежегодного радиального прироста, прежде всего, у побегов, находящихся в основании ветвей (рис. 1, *В*).

Радиальный прирост и ШГК закономерно изменялись не только вдоль скелетной ветви, но и по вертикальному профилю кроны. Как оказалось, среднемноголетняя ШГК побегов тесно коррелировала с возрастом мутовки (например, для двулетнего $r = -0.84$, $p = 0.035$, а побега в основании ветви $r = -0.92$, $p = 0.001$). В направлении от верхних частей кроны к нижним ШГК одновозрастных побегов ветвей, взятых на осях первого порядка, снижалась (рис. 1, *Б*). Используя эту графическую зависимость, находили ШГК побегов двулетнего и в основании средней скелетной ветви тех мутовок, для которых прямого определения радиальных размеров не проводили, и рассчитывали ШГК побегов по фракциям тонких и толстых ветвей. При определении средней ШГК тонких и толстых ветвей в 3 уровнях кроны учиты-

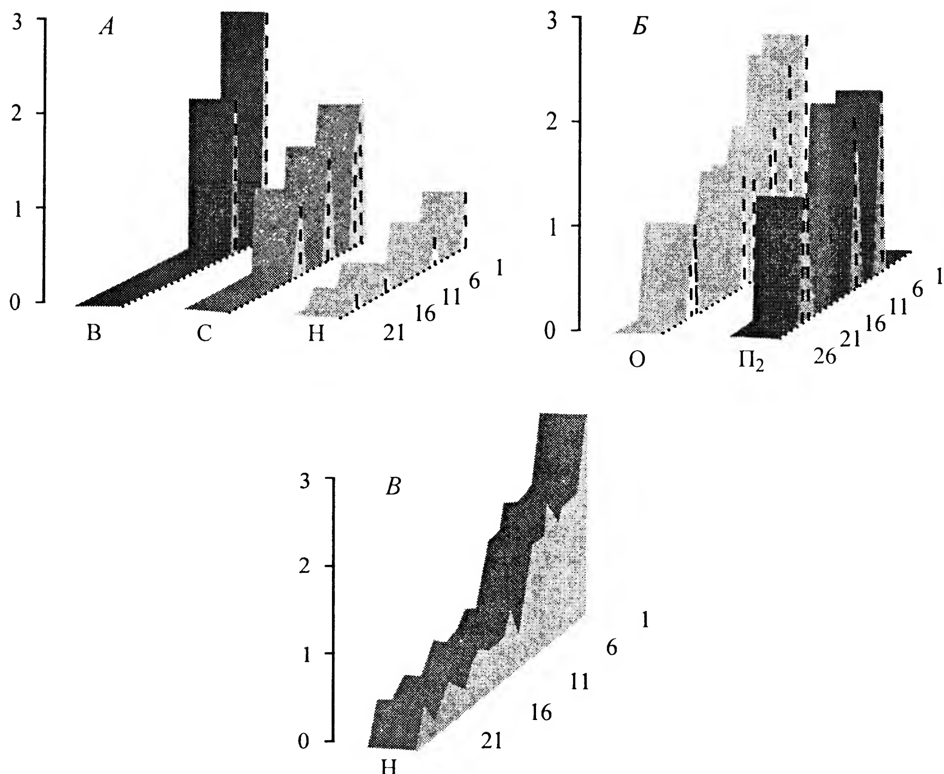


Рис. 1. Характеристика радиального прироста побегов ветвей кроны сосны обыкновенной.

А — изменение ежегодной ширины годичного кольца от вершины к основанию модельной ветви в верхней, средней и нижней части кроны; *Б* — изменение среднемноголетней ширины годичного кольца побегов модельных ветвей по вертикальному профилю кроны; *В* — изменение ежегодной ширины годичного кольца побега в основании ветви нижней части кроны. По оси ординат — ширина годичного кольца, мм; по оси абсцисс — верхняя (В), средняя (С) и нижняя (Н) части кроны (*А*, *В*); побеги двулетний ($П_2$) и в основании (О) ветви (*Б*). По оси аппликат числами обозначены разновозрастные побеги, начиная от вершины к основанию ветвей (*А*), мутовки кроны (*Б*) и возраст побегов ветви (*В*).

вали количество мутовок в каждом из них при соответствующем целочисленном значении $D_{1.3}$. В процессе роста и развития соснового насаждения и увеличения диаметра модельного дерева наиболее существенно изменялась средняя ШГК ветвей нижнего уровня кроны (снижалась на 20—30 %). По другим уровням кроны и фракциям их ветвей эти изменения среднего размера годичного кольца были небольшими (табл. 3).

Следует подчеркнуть, что побег текущего года жизни, образующий вершину скелетной ветви, имел наиболее высокие по сравнению с побегами других возрастов, образующих фракцию тонких ветвей, радиальные размеры. Тем не менее при пересчете этих размеров в пределах каждого из трех исследуемых уровней кроны сосны оказалось, что радиус прироста молодого побега и среднемноголетняя ШГК тонких ветвей достоверных различий не имели.

Дыхательную характеристику кроны сосны составили на основе изучения газообмена CO_2 разновозрастных побегов ее скелетных ветвей. Оказалось, что чем старше был обесхвоенный побег, тем ниже была интенсивность его дыхания в дневные часы (рис. 2, *А*). При этом следует подчеркнуть, что в выделении CO_2 с поверхности исследуемых побегов не наблюдалось депрессии (Кайбияйнен и др., 1999а)

ТАБЛИЦА 3

Ростовая и дыхательная характеристика кроны сосны обыкновенной

Диаметр ствола (1.3 м), см	Ширина годичного кольца в разных частях кроны, мм					
	Тонкие ветви			Толстые ветви		
	верхняя	средняя	нижняя	верхняя	средняя	нижняя
18	1.8	1.6	1.4	1.8	1.5	1.3
19	1.8	1.5	1.3	1.7	1.4	1.1
20	1.8	1.5	1.3	1.7	1.4	1.1
21	1.7	1.5	1.2	1.7	1.3	1.0
22	1.7	1.4	1.2	1.7	1.3	1.0
23	1.7	1.4	1.1	1.7	1.3	0.9
24	1.7	1.4	1.1	1.7	1.3	0.9
Средняя	1.8	1.5	1.2	1.7	1.4	1.1

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Диаметр ствола (1.3 м), см	Выделение CO_2 дыхания в разных частях кроны (без побегов 1-го года жизни), г/сут			Выделение CO_2 дыхания, суммарное и общее, кг		
	верхней	средней	нижней	ветвями кроны (без побегов 1-го года жизни)	побегами 1-го года жизни	кроной
18	1.6	7.2	5.6	2.2	0.7	2.9
19	1.7	9.0	5.7	2.5	0.7	3.2
20	2.9	11.5	6.6	3.2	1.1	4.3
21	3.8	12.9	8.8	3.9	1.1	5.0
22	5.6	12.4	10.5	4.4	1.1	5.5
23	4.7	12.1	11.9	4.4	0.9	5.3
24	5.4	14.6	10.8	4.7	1.0	5.7
Средняя	3.7	11.4	8.6	3.6	0.9	4.6

Примечание. ШГК представлена средней за годы наблюдений величиной с ошибкой среднего арифметического не более ±5 %.

даже в годы с крайне экстремальными по влагообеспеченности условиями среды. В целом характер изменения газообмена CO_2 ветвей согласуется с известными данными литературы, полученными для сосны обыкновенной (Künstle, Mitcherlich, 1975; Кайбияйнен и др., 1999б). Как видим, интенсивность выделения CO_2 дыхания на свету уменьшалась от вершины к основанию ветви, что совпадало с характером изменения диаметра, ежегодных и среднемноголетних величин ШГК ее разновозрастных побегов. Таким образом, связь дыхания с радиальным ростом (продукцией камбия в виде годичного кольца), отчетливо проявившаяся у ветвей, как и ранее у ствола (Забуга, Забуга, 1985; Загирова, 1999; Lavigne et al., 2004), по-видимому, является характерным признаком скелетных органов древесных растений.

В сезонных изменениях среднемесячная интенсивность дыхательного газообмена CO_2 центрального побега была значительно выше, чем побега текущего года жизни скелетной ветви середины кроны сосны (рис. 2, *Б*). Эта тенденция изменения дыхания по вертикали кроны соответствовала, во-первых, тому, как изменялась длина побегов текущего года жизни скелетных ветвей, которая, как известно, уменьшалась сверху вниз по кроне. Во-вторых, ежегодно вместе с линейными уменьшались и радиальные размеры молодых побегов.

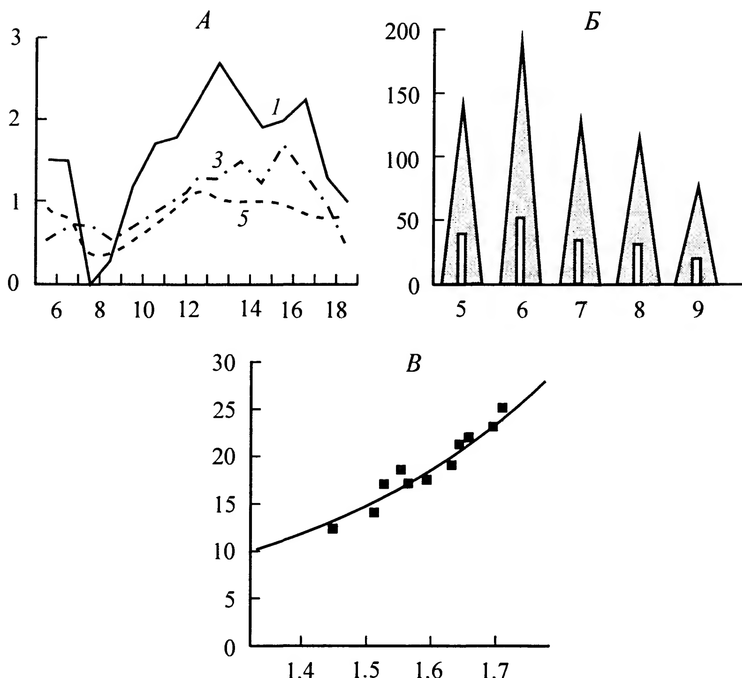


Рис. 2. Временны́е изменения дыхательного газообмена CO_2 и его зависимость от ширины годичного кольца прироста древесины ветвей сосны.

А — суточный ход дыхания побегов первого (*1*), третьего (*3*) и пятого (*5*) года жизни скелетной ветви средней части кроны; *Б* — сезонное изменение дыхания центрального (1) и побега 1-го года жизни скелетных ветвей средней части кроны (2); *В* — зависимость дыхания разновозрастных побегов скелетных ветвей средней части кроны от ширины их годичного кольца. По оси ординат — дыхательный газообмен в мг CO_2/(дм^2 · ч) (*А*) и мг CO_2/(дм^2 · сут) (*Б*, *В*); по оси абсцисс — часы (*А*), месяцы (*Б*), ШГК, мм (*В*).

По изменению радиальных размеров разновозрастных побегов скелетных ветвей и их суточного газообмена CO_2, которые регистрировались в течение ряда лет в среднем уровне кроны сосны, построили зависимость дыхания от прироста по радиусу (рис. 2, *В*). При этом побеги первого года жизни в расчет не брали, учитывая специфику их роста и развития, связанную главным образом с апикальной активностью. Зависимость была аппроксимирована экспоненциальной функцией и выражена эмпирическим уравнением

$$J_2^{\mathrm{I(II)}} = 0.138 \cdot e^{3.2677 G_2^{\mathrm{I(II)}}}, \quad (1)$$

где $J_2^{\mathrm{I(II)}}$ — интенсивность дыхания ветвей средней части кроны, мг CO_2/(дм^2 · сут); $G_2^{\mathrm{I(II)}}$ — ширина годичного кольца, мм; 2 (1, 3) — нижний индекс для обозначения среднего (верхнего и нижнего) уровня кроны; I, II — верхний индекс для обозначения фракций тонких и толстых ветвей соответственно.

Используя формулу (1), средние размеры годичных колец ветвей среднего уровня кроны (табл. 3), рассчитывали сначала интенсивность их дыхания, а затем — удельные дыхательные затраты (количество CO_2 дыхания, приходящееся на 1 мм ширины годичного кольца прироста). Через удельные дыхательные затраты средние размеры ГК тонких и толстых ветвей верхней и нижней частей кроны характеризовали интенсивность их дыхания. Используя площадь поверхности ветвей соот-

ветствующих фракций и уровней (табл. 2), оценивали суммарное выделение CO_2 дыхания кроны по следующему выражению:

$$R = K^{I} \frac{J_2^{I}}{G_2^{I}} \left(S_1^{I} G_1^{I} + S_3^{I} G_3^{I} \right) + K^{II} \frac{J_2^{II}}{G_2^{II}} \left(S_1^{II} G_1^{II} + S_3^{II} G_3^{II} \right) + J_2^{I} S_2^{I} + J_2^{II} S_2^{II}, \quad (2)$$

где R — дыхание, мг CO_2/сут; $S_1^{I(II)}$, $S_2^{I(II)}$, $S_3^{I(II)}$ — площадь поверхности ветвей разных частей кроны, дм^2 (исключена площадь поверхности побегов текущего года жизни); $K^{I(II)}$ — коэффициент, характеризующий различия удельных дыхательных затрат ветвей разных фракций (принят равным 1); $J_{1(3)}^{I(II)}$ — интенсивность дыхания ветвей кроны, мг CO_2/(дм^2 · сут); $G_1^{I(II)}$, $G_3^{I(II)}$ — ширина годичного кольца ветвей кроны, мм.

Для расчета выделения CO_2 дыхания побегами текущего года жизни использовали площадь поверхности и их среднемноголетнюю интенсивность выделения углекислоты за вегетационный период в среднем уровне кроны. По ней определяли удельные дыхательные затраты, выражая их в расчете на см^3 прироста побега текущего года жизни. Для расчета объема использовали длину и радиус прироста молодых побегов. Выделение CO_2 дыхания побегами текущего года жизни в других уровнях кроны оценивали через площадь их поверхности, величину удельных дыхательных затрат и их прирост по объему (табл. 3).

Как видим, суммарное выделение кроной углекислоты дыхания увеличивалось почти в 2 раза в процессе роста и развития модельного дерева сосны. Побеги текущего года жизни выделяли на свету 17.0—25.6 % от общего его выделения кроной сосны. Суммарное выделение CO_2 дыхания ветвями кроны составляло 32.4—49.4 % от его выделения с поверхности ствола сосны. Эти результаты согласуются с некоторыми литературными данными (Zeng et al., 2000). В то же время они значительно отличаются от тех из них, согласно которым дыхание ветвей невелико (Цельникер и др., 1993; Кайбияйнен и др., 1999а, б). Они также отличаются и от результатов, в соответствие с которыми дыхание ствола было всего лишь долей в 25.9 % (Kinerson, 1975) или 65.4 % (Fang et al., 1995) от дыхания ветвей кроны дерева.

Заключение

В представленной работе оценка дыхания ветвей кроны сосны обыкновенной опиралась на зависимость между интенсивностью CO_2-газообмена разновозрастных побегов ветвей и их приростом по радиусу, а также на расчет удельных дыхательных затрат. При этом радиальный рост рассматривался не только как показатель, необходимый для расчета объема прироста ветвей, но и как критерий, по которому можно судить об аллокации продуктов фотосинтеза в их биомассе. С этих позиций изучение изменений ширины годичных колец разновозрастных побегов ветвей выявило по крайней мере 2 отчетливые тенденции распределения ассимилятов в скелетной основе ветвей кроны сосны: во-первых, вдоль ветвей и, во-вторых, по вертикальному профилю кроны. Обе тенденции в конечном итоге были связаны с уменьшением ежегодного образования структурной биомассы ветвей. Вдоль ветвей (от вершины к их основанию) и по профилю кроны (от верхнего к нижнему ее биогоризонту) ширина годичных колец разновозрастных побегов снижалась. Эти тенденции обусловливали характер изменения дыхания разновозрастных побегов,

общее выделение CO_2 ветвей и цену дыхательных затрат кроны сосны. Наиболее значительное образование структурной биомассы и самое высокое дыхание в кроне было связано с молодыми удлиняющимися побегами. При оценке выделения CO_2 растущими побегами использовали среднемноголетнюю ее величину за вегетационный период и прирост побегов по объему в разных уровнях кроны.

Суммарное дыхание ветвей кроны сосны составляло значительную долю от дыхания ствола, доходя почти до 50 %. При этом побеги текущего года жизни, дыхательные затраты которых оценивали отдельно, выделяли в дыхании до 25 % CO_2 от его выделения всей кроной. Таким образом, дыхание ветвей кроны, оцененное через радиальный прирост скелетных ветвей, оказалось не малым, поэтому его следует учитывать при характеристике расходной статьи углекислотного баланса сосны, произрастающей в высокобонитетном насаждении в условиях лесостепного Предбайкалья.

Различия дыхательных затрат кроны, выявленные у сосны обыкновенной, обусловлены, с нашей точки зрения, не только особенностями подходов к их оценкам. Они также отражают влияние лесорастительных условий (климатических, фитоценотических, эдафических), в которых формировались сосновые насаждения, их благоприятность для роста надземной скелетной основы и фотосинтетической деятельности кроны, благодаря которой создавались и поддерживались фонды текущих и запасных ассимилятов, превращающихся в биомассу древесного растения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонова И. С., Тертерян Р. А. К вопросу о структурной организации кроны *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 39—52.

Атлас Иркутской области. М., 1962. 182 с.

Бояркин В. М. География Иркутской области. Очерки по физической географии Иркутской области. М., 1972. 294 с.

Забуга В. Ф., Забуга Г. А. Содержание пигментов и ассимиляция углекислоты в коре ветвей и ствола сосны обыкновенной // Лесоведение. 1981. № 6. С. 24—31.

Забуга В. Ф., Забуга Г. А. Фотосинтетическая активность кроны сосны обыкновенной // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Иркутск, 1983. С. 44—51.

Забуга В. Ф., Забуга Г. А. Взаимосвязь дыхания и радиального роста ствола сосны обыкновенной // Физиол. раст. 1985. Т. 32. Вып. 5. С. 942—947.

Загирова С. В. Структура ассимиляционного аппарата и CO_2-газообмен хвойных. Екатеринбург, 1999. 108 с.

Кайбияйнен Л. К., Софронова Г. И., Ялынская Е. Е. Дыхание и динамика газообмена в скелетных частях *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI вв. Тез. докл., представл. 2 (10) съезду РБО. СПб., 1998. С. 169.

Кайбияйнен Л. К., Ялынская Е. Е., Софронова Г. И. Баланс углекислого газа в средневозрастном сосняке черничном // Экология. 1999а. № 4. С. 271—275.

Кайбияйнен Л. К., Ялынская Е. Е., Софронова Г. И. Роль ксилемы скелетных частей в динамике газообмена сосны обыкновенной // Важнейшие результаты научн.-исслед. Карельского науч. центра РАН (1994—99 гг.). Тез. докл. юбилейной науч. конф. Кар. НЦ РАН, посвященной 275-летию РАН. Петрозаводск, 1999б. С. 82—83.

Каменецкая И. В. Фитомасса и годичный прирост сосны (*Pinus sylvestris* L.) в тридцатилетних сосняках южной тайги // Формирование годичного кольца и накопление органической массы у деревьев. М., 1970. С. 62—83.

Лархер В. Экология растений. М., 1978. 382 с.

Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г. И. Физиология древесных растений. М., 1974. 421 с.

Молчанов А. А., Смирнов В. В. Методика изучения прироста древесных растений. М., 1967. 100 с.

Молчанов А. Г. Баланс углекислоты в сосновом насаждении южной тайги // Лесоведение. 1990. № 1. С. 47—53.

Семечкина М. Г. Структура фитомассы сосняков. Новосибирск, 1978. 166 с.

Семихатова О. А. Эколого-физиологические исследования темнового дыхания растений: прошлое, настоящее и будущее // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 4. С. 15—32.
Цельникер Ю. Л., Малкина И. С., Ковалев А. Г. и др. Рост и газообмен CO_2 у лесных деревьев. М., 1993. 256 с.
Brossaud J., Marek M. V. Field measurements of carbon dioxide efflux from soil and woody tissues in a Norway spruce forest stand // Ekologia (Bratislava). 2000. Vol. 19. N 3. P. 245—250.
Cernusak L. A., McDowell N. G., Marshall J. D. CO_2 diffusion in Douglas fir bark: implications for measuring woody-tissue respiration with removable cuvettes // J. Sustainable Forest. 2000. Vol. 10. N 1—2. P. 107—113.
Damesin C., Ceschia E., Le Goff N. et al. Stem and branch respiration of beech: from tree measurements to estimations at the stand level // New Phytologist. 2002. Vol. 153. N 1. P. 159—172.
Falge E., Graber W., Siegwolf R., Tenhunen J. D. A model of the gas exchange response of *Picea abies* to habitat conditions // Trees. 1996. Vol. 10. N 5. P. 277—287.
Fang J., Wang X., Liu G., Kang D. Shengtai xuebao (Измерение количества дыхания у деревьев в сообществе *Quercus liaotungensis* // Acta Ecol. Sin. 1995. Vol. 15. N 3. P. 235—244.
Foote K. C., Schaedle M. The contribution of aspen bark photosynthesis to the energy balance of the stem // Forest Sci. 1978. Vol. 24. N 4. P. 569—573.
Kellomaki S., Ikonen V-P., Peltola H., Kolstrom T. Modelling the structural growth of Scots pine with implications for wood quality // Ecological Modelling. 1999. Vol. 122. N 1—2. P. 117—134.
Kinerson R. S. Relationships between plant surface area and respiration in loblolly pine // J. Appl. Ecol. 1975. N 12. P. 965—971.
Künstle E., Mitchherlich G. Photosynthese, Transpiration und Atmung in einem Mischbestand im Schwarzwald // Allgem. Forst- und Jagdztg. 1975. Bd 146. N 3/4. S. 45—63.
Lavigne M. B., Little C. H. A., Riding R. T. Changes in stem respiration rate during cambial reactivation can be used to refine estimates of growth and maintenance respiration // New Phytologist. 2004. Vol. 162. N 1. P. 81—93.
Monserud R. A., Marchall J. D. Allometric crown relations in three northern Idaho conifer species // Can. J. Forest Res. 1999. Vol. 29. N 5. P. 521—535.
Pruyn M. L., Gartner B. L., Harmon M. E. Within-stem variation of respiration in *Pseudotsuga menziesii* (Douglas-fir) trees // New Phytologist. 2002. Vol. 154. N 2. P. 359—372.
Rust S., Roloff A. Warum alte Bäume und Zweige geringer Vitalitöt? // AFZ/Wald. 2001. Bd 56. N 13. S. 672—673.
Stole P., Shmid B. Plant foraging and dynamic competition between branches of *Pinus sylvestris* in contrasting light environments // J. Ecol. 1998. Vol. 86. N 6. P. 934—945.
Vanninen P., Ylitalo H., Sievänen R., Mäkela A. Effects of age site quality on distribution of biomass in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // Trees. 1996. Vol. 10. N 4. P. 231—238.
Zeng X.-P., Peng S.-L., Zhao P. Zhiwu shengtai xuebao (Измерение дыхания в искусственном насаждении *Acacia mangium* в субтропической зоне облесенных невысоких холмов в провинции Гуандон) // Acta Phytoecol. Sin. 2000. Vol. 24. N 4. P. 420—424.

SUMMARY

Skeletal branch radial growth and respiratory CO_2-exchange were studied in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees in forest-steppe districts of the Cisbaikal area. The height (m) and the stem diameter at breast level (cm) of the sample trees were 12.1 and 18 in 1976, and 22.2 and 24 in 2004, respectively. The rate of CO_2-exchange was studied by means of CO_2 analyzer, and the radial growth by microscopy, both in different-aged axis shoots of skeletal branches in upper, medium and lower parts of tree crown. Both CO_2-exchange and radial growth were measured during vegetation periods of 1976—1986, and the radial growth up to 2004.

The annual and the average annual tree ring width (TRW) and the rate of CO_2 evolution of different-aged shoots decreased from the top of skeletal branches to their base, and those of even-aged shoots from upper to lower part of the crown. The radial increment of current year shoots at the branch top was the highest as compared with the other-aged shoots of fine branches. The average annual TRW of shoots correlated closely with the whorl age ($r = -0.88$, $r = -0.92$, $p < 0.05$). Estimations of CO_2 evolution by the crown branches were made on the basis of the dependence of the axis shoots respiration on their radial growth. The calculated annual crown respiration was 2.9—5.7 kg CO_2, with current year shoots respiration being 17.0—25.6 % of that of the crown. Total CO_2 evolution of the crown branches was 32.4—49.4 % of the CO_2 amount evolved by the trunk.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК (561.795 + 561.772.4 + 561.623.2) : 551.78 (574.42)

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ В ИСКОПАЕМОМ СОСТОЯНИИ ЛИСТЬЕВ *EXCENTRODENDRON* (*TILIACEAE*) И *DIMOCARPUS* (*SAPINDACEAE*)

A. L. AVERYANOVA. THE FIRST RECORDS OF FOSSIL LEAVES OF *EXCENTRODENDRON* (*TILIACEAE*) AND *DIMOCARPUS* (*SAPINDACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: binadmin@OK3277.spb.edu
Поступила 16.05.2005

Даны описания и изображения 2 новых ископаемых видов из позднеэоценовой флоры реки Аккезень (северо-восточный Казахстан). *Excentrodendron* (?) *akkesenicum* и *Dimocarpus zaisanicus* принадлежат к родам, которые впервые обнаружены в ископаемом состоянии.
Ключевые слова: *Excentrodendron*, *Dimocarpus*, эоцен, Казахстан, Зайсанская впадина, палеоботаника.

Верхнеэоценовое местонахождение Аккезень находится в Зайсанской впадине (северо-восточный Казахстан). Его характеристика и краткая история исследования изложены в предыдущей статье автора (Аверьянова, 2004). Добавим только, что исследование флоры Аккезени было начато И. А. Ильинской в 1960 г. (Борисов, 1963) и затем продолжено ею (Ильинская, 1984, 1986), а потом и автором.

В работе описываются 2 новых вида, обнаруженные в Зайсанской впадине и принадлежащие к родам, ранее неизвестным в ископаемом состоянии. Первый из них, *Excentrodendron* (?) *akkesenicum*, имеет современный близкий вид в юго-восточном Китае, второй, *Dimocarpus zaisanicus*, сходен с видом, распространенным на юге Китая, Филиппинах и в Юго-Восточной Азии.

Сем. *TILIACEAE*

Excentrodendron (?) akkesenicum Iljinskaja et Averyanova sp. nov.

Leaf simple, lamina ovale-obovate, slightly asymmetrical, about 7 cm long, 3.5 cm wide. Base round-wedge shaped, apex probably acute. Leaf margin entire. Midvein at the base about 0.8 cm thick, somewhat thinning to apex. Basal veins 2, diverge from the leaf base, straight, about 0.3 cm wide, reaching two-third of the leaf, where they upcurve arcuatly and joining the lower secondaries with straight anastomose. From the middle of lamina or lower from basal veins diverge 5—6 camptodromous branchings. Infrabasal veins 1 or 2, thin, running along the margin, connected with lower basiscopic branchings of basal veins. Secondaries opposite, slightly arcuate, diverging from midvein at the angle 35—40°. Tertiaries straight, perpendicular to secondaries. Conserved part of petiole 0.9 cm long, 0.1 cm thick.

Holotype: leaf impression, specimen 85, collection 985, Upper Eocene, Akkezen' River, North-Eastern Kazakhstan, [BIN], Plate I, *1*.

Лист простой, пластинка овально-обратнояйцевидная, слегка асимметричная, около 7 см длины (сохранилось 5.8 см) и 3.5 см ширины (табл. I, *1*, табл. IV, *1*). Основание округлоклиновидное (табл. I, *5*), верхушка, вероятно, острая, на одной половине ее край с главной жилкой составляет угол около 65°, кончик листа не сохранился. Край цельный. Главная жилка в основании около 0.8 мм толщ., к верхушке несколько утончается. От ее основания отходит пара прямых базальных жилок около 0.3 мм толщ., развернутая на 37° и достигающая верхней трети листа, где она дуговидно загибается и прямым анастомозом соединяется с нижней парой вторичных жилок (табл. I, *4*, *3*). Начиная с середины или несколько ниже базальные жилки отдают 5—6 камптодромных базископических ответвлений. Ниже базальных жилок ответвляется на одной стороне 1, а на другой 2 тонкие инфрабазальные жилки, проходящие параллельно краю и соединяющиеся с нижними базископическими ответвлениями базальной жилки (табл. I, *5*, табл. IV, *1*). Вторичные жилки сохранились в числе 2 пар, они супротивные, слегка дуговидные, отходят под углом 35—40°, из них нижняя на расстоянии 2.8 см от основания на высоте середины листа, а следующая через интервал 1.6 см (табл. I, *1*). Третичные жилки прямые, проходящие косо к вторичным (табл. I, *4*, *3*), а между базископическими ответвлениями также прямые, перпендикулярные к ним (табл. I, *3*). Сохранился слегка изогнутый участок черешка листа 0.9 см дл., 0.1 см толщ. (табл. I, *1*, табл. IV, *1*).

Голотип: отпечаток листа 85, колл. 985, верхний эоцен, р. Аккезень, северо-восточный Казахстан, [БИН], табл. I, *1*.

Исследованные экземпляры: кол. 985, отп. 85 с противоотпечатком 85А.

Сохранившийся неполный отпечаток листа обнаруживает наибольшее сходство с *Excentrodendron obconicum* (Chun et How) Chang et R. H. Miau (Flora reipublicae popularis Sinicae, 1989), описанным из Центрального Китая (Chun, How, 1956) под названием *Burretiodendron obconicum* Chun et How, который отличается от ископаемого отхождением базальных жилок от главной выше 0.3 см от основания пластинки (табл. IV, *2*). Из двух изображенных листьев бóльшим сходством обладает меньший лист, для которого характерны также небольшая асимметрия пластинки листа и относительно быстрое сужение верхушки пластинки на уровне окончания базальной жилки на одной половине листа. К этой же трибе *Craigieae* (подсем. *Excentrodendroideae*) относится род *Craigia*, плоды которого обнаружены в позднеэоценовой флоре «Василенко» горы Киин-Кериш и описаны под названием *Rutaceites zaisanica* Iljinskaja (Ильинская, 1963). У листьев *Craigia yunnanensis* Smith et Evans базальные жилки отходят от основания листа, но развернуты на 90°, край зубчатый, вторичные жилки в числе 6 пар начинаются низко. К сожалению, в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН нет ни *Craigia*, ни *Excentrodendron*. Поэтому мы оставляем родовое определение с вопросом, учитывая к тому же неполноту единственного сохранившегося листа.

Цельнокрайные листья с высоко поднимающимися базальными жилками известны также у современных представителей родов *Celtis*, *Fothergilla* и *Acer*. Так, *Celtis sinensis* Pers. (табл. III, *1*, табл. VI, *6*) иногда имеет цельнокрайные листья. Этот вид отличается от ископаемого дуговидными базальными жилками, наличием вставочных жилок между первой и второй парой вторичных жилок, низко отходящими вторичными жилками и низко начинающимися — уже с нижней четверти или трети листа — базископическими ответвлениями от базальных жилок. *Acer*

oblongum Wall. (табл. III, *2*, *3*) имеет более низко начинающиеся вторичные жилки и очень короткие инфрабазальные с низко начинающимися базископическими ответвлениями базальных жилок. Кроме того, листья этого вида характеризуются изломанными часто ветвящимися, нередко коленчато-изогнутыми третичными жилками в отличие от прямых третичных жилок у ископаемого вида. *Fothergilla gardenii* Murr. (табл. III, *4*, *5*) отличается отсутствием инфрабазальных жилок и гораздо более низко начинающимися, частыми базископическими ответвлениями, отходящими почти перпендикулярно к вторичным жилкам. Общее отличие от ископаемого вида для всех перечисленных современных заключается в большем угле разворота базальных жилок.

Excentrodendron (?) *akkesenicum* — первая находка листьев рода в ископаемом состоянии.

Dimocarpus zaisanicus Iljinskaja et Averyanova sp. nov.

Leaflets entire, papyraceous with slightly curved margin, slightly asymmetrical, oblong, with parallel margins, 6.5—11.5 cm lg., 2.5—3.4 cm wide or bigger. Base slightly asymmetrical wide wedge shaped, or rounded. Petiole up to 1 cm lg. Apex acute, gradually narrowing into pointed tip. Midvein straight or slightly arcuatly curved, 0.8—1.5 mm thick at the base, nearly equal to petiole, somewhat thinning to the apex. Secondaries in 15—17 pairs, usually opposite, sometimes alternate, 5—8 times thinner than the midvein, diverging from the primary vein with intervals 0.3—0.8 cm or more at an angle of 60—85° near the base, 65—45° in the middle part and 25—45° near apex at one side, and 60—75, 40—60, 20—40° respectively at the another one. They are straight, later more or less arcuate, at 1—2 mm from the margin upcurved and terminating in slightly visible loops. Intercalar veins are rare, short. Tertiaries very thin straight or geniculately bended, diverging at nearly right angle or obliquely to the secondaries. Quaternary veins thin, diverging obliquely or at right angle from the secondaries.

Holotype: leaflet impression, specimen 11, collection 985, Upper Eocene, Akkezen' River, North-Eastern Kazakhstan, [BIN], Plate II, *1*.

Листочки цельные, бумажистые со слегка завернутым краем (табл. II, *2*), слегка асимметричные, продолговатые с параллельными краями (табл. II, *1*, V, *1*, *2*, VI, *1*, *2*), 6.5—11.5 см дл. и 2.5—4 см шир., в коллекции представлены также фрагменты крупных листьев более 12 см дл. (сохранилось 6.4 см) и 4.3 см шир. (отп. 1); 3.4 см на одной половине (табл. II, *5*). Основание слегка асимметричное ширококлиновидное (табл. IV, *3*, *4*, V, *1*, *2*) или округлое (табл. II, *3*). Черешочек до 1 см дл. (табл. IV, *3*). Верхушка острая, постепенно сужающаяся и слегка оттянутая в узкий кончик, сохранилась без его окончания на отп. 3, 10А, 13 (табл. II, *4*, V, *1*, *2*, VI, *1*). Главная жилка прямая или слегка дуговидно изогнутая, в основании 0.8—1.5 мм толщ. (почти равная ширине черешочка), в верхушке несколько истончается. Вторичные жилки чаще супротивные или попарно сближенные, реже очередные, в 5—8 раз тоньше главной, не меняющие своей толщины на всем протяжении, в числе около 15—17 пар на листьях средней величины (табл. V, *2*, VI, *2*). Они отходят через интервал 0.3—0.8 см (до 1.2 см на крупных листьях) под углом на одной половине 60—85° при основании, 65—45° в средней части листа и 25—45° в верхушке, а на другой половине — 60—75, 40—60 и 20—40° соответственно. Они сначала прямые, затем слегка или иногда заметно дуговидные, и на расстоянии 1 см от края листовой пластинки резко дуговидно загибающиеся и переходящие в ряд очень тонких убывающих петель (табл. IV, *5*, V, *3*, *4*). Иногда вторичная жилка вильчато разветвляется у края (табл. II, *4*, V, *1*, *2*). Вставочные жилки обычно

отсутствуют, иногда встречаются единичные короткие (табл. II, *3*, *4*). Третичные жилки очень тонкие прямые либо коленчато изогнутые, отходят под почти прямым углом (табл. V, *4*) или косо ко вторичным (табл. II, *2*, IV, *5*, V, *3*). Жилки четвертого порядка сохраняются редко, очень тонкие, проходят косо (табл. II, *2*) или перпендикулярно (табл. IV, *5*) к третичным.

Голотип: отпечаток листочка, отп. 11, кол. 985, верхний эоцен, р. Аккезень, северо-восточный Казахстан [БИН], табл. II, фиг. *1*.

Исследованные экземпляры: кол. 985, отп. 1, 3 с противоотп. 3А, 4, 5, 6 с противоотп. 6А, 7, 8, 9, 10 с противоотп. 10А, 11 с противоотп. 11А, 12 с противоотп. 12А, 13, 14, 15, 16, 17, 18 с противоотп. 18А.

Dimocarpus zaisanicus сходен с современным *D. longan* Lour. (табл. IV, *3—5*) консистенцией и формой листочков, которые у последнего варьируют от овальной до продолговатой с параллельными краями. Сходство проявляется по признаку цельнокрайности листа (*D. longan* — единственный вид рода с цельным не волнистым краем, Leenhouts, 1971). Форма основания и верхушки у современного вида варьируют; обычны листья с асимметричным основанием, как на отп. 12 (табл. IV, *3*), реже оно симметричное. Верхушка листа *D. longan* от притупленной до слегка или заметно оттянутой, сходной с таковой на отп. 3, 13 (табл. V, *2*, VI, *1*). Черешочки у современного вида по толщине сходны с сохранившимся на отп. 12 (табл. IV, *3*), отличаясь меньшей длиной, не превышающей 5 мм. Дуга вторичных жилок у края у *D. longan*, так же как и у ископаемого вида, толстая и проходит очень близко к краю листа, продолжаясь рядом тонких петель (табл. VI, *4*). На листьях одинакового размера количество вторичных жилок равное либо большее на ископаемых на 1—2 пары. Вставочные жилки у *D. longan* встречаются очень редко, они короткие и по толщине большей частью не отличаются от третичных, с которыми быстро соединяются. Угол отхождения вторичных жилок в верхушке у современного вида (листья с оттянутой верхушкой) до 55° (табл. VI, *5*), что превышает аналогичный угол у ископаемых. Третичные жилки *D. longan* тонкие, отходят чаще косо ко вторичным, редко почти перпендикулярные к ним, обычно коленчато-изогнутые, редко прямые. Жилки четвертого порядка очень тонкие, косо проходящие, либо перпендикулярные третичным, образуют с жилками следующего порядка крупные ячейки.

Dimocarpus longan распространен во влажных тропических и субтропических лесах на Цейлоне, в Индии, Юго-Восточной Азии, на Таиланде, в Южном Китае на Тайване и Хайнане, островах Индонезии (Leenhouts, 1971).

К подсемейству *Sapindoideae*, кроме рода *Dimocarpus*, относится и обнаруженный в Зайсанской впадине *Sapindus wardii* Knowlt. (нижний эоцен Керши и поздний олигоцен Ашутаса, Ильинская, 1986). В отличие от нашего вида современные представители рода *Sapindus* (*S. mukorossi* Gaertn., *S. marginatus* Willd., *S. drummondii* Hook. et Arn.) характеризуются наибольшей шириной листа в нижней половине, при этом края пластинки листа не параллельны; для их листьев характерны также вставочные жилки, проходящие более чем в половине интервалов между вторичными, а дуга вторичных жилок проходит у них дальше от края, чем у рода *Dimocarpus*. *Sapindus saponaria* L. несколько напоминает наш вид по форме листа, но отличается по двум последним признакам, а также притупленной верхушкой (Sargent, 1922).

Dimocarpus zaisanicus — первая находка листьев этого рода в ископаемом состоянии. Вид является одним из наиболее обильно представленных во флоре Аккезени.

Находка во флоре Аккезени 2 ранее не встреченных в ископаемом состоянии родов свидетельствует о ее своеобразии в пределах Зайсанской впадины.

Распространение близких к изученным современных видов приурочено к зонам, характеризующимся тропическим до теплоумеренного климатом. Так, *Excentrodendron obconicum* описан из юго-восточного Китая, где преобладают вечнозеленые субтропические широколиственные леса (Меницкий, 1984). *Dimocarpus longan* имеет обширный ареал от тропиков Юго-Восточной Азии до юго-востока внетропического Китая (Leenhoutz, 1971), хотя автор монографии рода признает неопределенность границ распространения этого вида ввиду его широкого ввода в культуру. Таким образом, находки *Excentrodendron* и *Dimocarpus* во флоре Аккезени подтверждают ее субтропический характер.

Благодарности

Благодарю за помощь всех сотрудников Лаборатории палеоботаники и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН и особенно моего руководителя И. А. Ильинскую за внимание и ценные советы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянова А. Л. О *Lindera* (*Lauraceae*) и *Alangium* (*Alangiaceae*) в позднем эоцене Аккезени (северо-восточный Казахстан) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 6. С. 1000—1007.

Борисов Б. А. Биостратиграфия континентальных палеогеновых отложений Зайсанской впадины // Тр. ВСЕГЕИ. 1983. Нов. сер. 322. С. 89—98.

Ильинская И. А. Ископаемая флора горы Киин-Кериш Зайсанского бассейна. Ч. 2 // Тр. БИН АН СССР. Палеоботаника. 1963. Сер. 8. Вып. 4. С. 146—187.

Ильинская И. А. Эоценовые флоры Зайсанской впадины (Восточный Казахстан) // Ежегодник Всесоюзного палеонтологического общества. Л., 1984. Т. 27. С. 247—257.

Ильинская И. А. Изменение флоры Зайсанской впадины с конца мела по миоцен // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 84—112.

Меницкий Ю. Л. Дубы Азии. Л., 1984. 319 с.

Chun W., How F. Species novae arborum utilium Chinae Meridionalis // Acta Phytotax. Sin. 1956. Vol. 5. N 1. P. 1—40.

Flora reipublicae popularis Sinicae. 1989. Vol. 49(1). 117 p.

Leenhouts P. W. A revision of *Dimocarpus* (*Sapindaceae*) // Blumea. 1971. Vol. 19. N 1. P. 113—131.

Sargent C. S. Manual of the trees of North America. London, 1922. 910 p.

SUMMARY

Two new species, *Excentrodendron* (?) *akkesenicum* and *Dimocarpus zaisanicus* are described from Upper Eocene of the Akkezen' River in the North-Eastern Kazakhstan. Both of them belong to genera, which were not known in fossil state before, and have their closest relatives in the south-eastern and southern China, and the latter one also in Philippines and the South-West Asia. The records confirm the subtropical type of climate in the area under study during Upper Eocene.

УДК 582.948 (571.1/5) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 12

© М. Н. Ломоносова, О. Д. Никифорова

НОВЫЙ ВИД РОДА *MYOSOTIS* (*BORAGINACEAE*) С СЕВЕРО-ЗАПАДА СИБИРИ

M. N. LOMONOSOVA, O. D. NIKIFOROVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *MYOSOTIS* (*BORAGINACEAE*) FROM THE NORTH-WESTERN SIBERIA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (3832) 30-19-86
E-mail: lomonosova@csbg.nsc.ru
Поступила 22.03.2005

Описан новый вид — *Myosotis krasnoborovii* O. Nikiforova et Lomon. с Северо-Запада Сибири из окрестностей г. Ханты-Мансийска.
Ключевые слова: *Myosotis*, *Boraginaceae*, новый вид, Северо-Запад Сибири.

В результате флористического исследования Ханты-Мансийского автономного округа (Северо-Запад Сибири) был найден новый для науки вид.

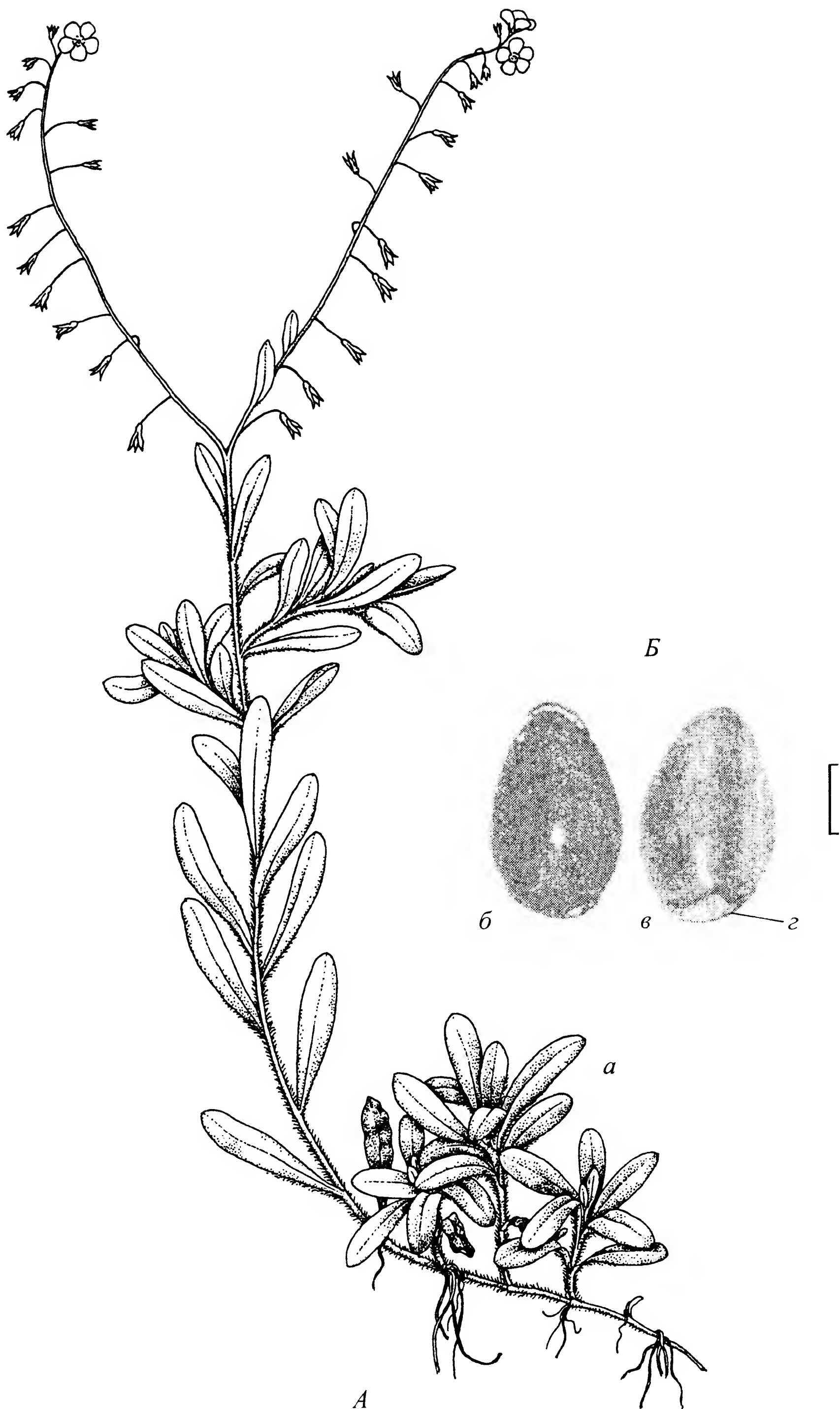
***Myosotis krasnoborovii* O. Nikiforova et Lomon. sp. nov.** (sect. *Myosotis*). — Plantae perennes virides mesophyticae, rhizomatibus reptantibus longis tenuibus fragilibus, caulibus 20—35(40) cm lg. adscendentibus semiprocumbentibusve basi radicantibus longe setoso-pilosis, foliis caulinis lanceolatis apice obtusiusculis utrinque plus minusve appresse setoso-pilosis, ramulis axillaribus vegetativis plurimis dense foliosis, longe setosopilosis, in axillis foliorum caulinorum praecipue inferiorum formatis, inflorescentiis basi foliosis, plus minusve unilateralibus, sub finem anthesis protractis, calycibus anguste complanatis in lobos anguste-triangulares ad quadrantes incises, sub anthesi 2—3 mm longis, in fructu 4—5 mm lg., setis appressis canescentibus brevibus pubescentibus, stylis calycium brevioribus, corollis dilute caeruleis 6—7 mm in diam., pedicellis fructiferis setosis pubescentibus, 0.9—1.2 cm lg., robustis, horizontaliter vel ab axis inflorescentiae deorsum vix declinatis, eremis 1.6—1.7 mm lg., anguste ovoideis; areolis indistincte triangularibus. (Vide figure).

Typus: «Prov. Tjumen, Regio Autonoma Khanty-Mansiisk prope Khanty-Mansiisk, in ripa fl. Irtysh, pratum vere inundatum, 30 VIII 2004, N 45. I. Krasnoborov, M. Lomonosova, N. Priydak» (LE, isotypi NS, NSK).

Affinitas. Species nostra *M. palusrti* (L.) L. et *M. radicanti* Opiz (sect. *Myosotis*) affinis. A *M. palustri* caulibus adccendentibus basi radicantibus et ramulis vegetativis axillaribus plurimis in axillis foliorum caulinorum formatis et calyces et eremorum forma differt. A *M. radicanti* ramulis brevibus dense foliosis acrorosulatibus, praecipue in caulum parte inferiore formantidus, plus minisve dense pilis longis rigidis patentibus, pubescentibus nec non calyces forma et dimensionibus differt.

Species in honorem investigatoris florae Sibiriae cl. I. Krasnoborovii nominatur.

Многолетние мезофитные зеленые растения. Корневище ползучее, длинное, тонкое и хрупкое. Стебли 20—35(40) см дл., восходящие и полулежачие, в нижней части укореняющиеся, опушенные длинными оттопыренными грубыми щетинистыми волосками. Стеблевые листья ланцетные, на верхушке туповатые, с обеих сторон более или менее опушенные прижатыми щетинистыми волосками. В пазухах стеблевых листьев, особенно нижних, формируются многочисленные густо облиственные верхнерозеточные вегетативные побеги, стебли и листья которых опушены длинными жесткими щетинистыми оттопыренными волосками. Соцветия у основания облиственные, к концу цветения удлиняющиеся, более или менее



Myosotis krasnoborovii.

А — общий вид растения в натуральную величину, *Б* — форма эрема (часть плода). *а* — верхнерозеточный побег, *б* — вид со спинной стороны, *в* — вид с брюшной стороны, *г* — ареола (площадка прикрепления). Масштабная линейка — 0.5 мм.

односторонние. Чашечки узкоколокольчатые, на ¼ надрезанные на узкотреугольные доли, при цветении 2—3 мм дл., при плодах 4—5 мм дл., опушенные прижатыми седоватыми короткими щетинистыми волосками; столбики короче чашечки и не выставляются из нее. Венчики светло-голубые, 6—7 мм в диам. Плодоножки 0.9—1.2 см дл., крепкие, горизонтально или слегка вниз отклоненные от оси соцветия, опушенные щетинистыми волосками. Эремы 1.6—1.7 мм дл., узкояйцевидные, килеватые; ареола нерезко треугольная (см. рисунок).

Тип: «Тюменская обл., Ханты-Мансийский автономный округ, окрестности г. Ханты-Мансийска, пойменный луг на берегу р. Иртыш, 30 VIII 2004, № 45. И. М. Красноборов, М. Н. Ломоносова, Н. Прийдак» (LE, изотипы NS, NSK).

Паратип (paratypus): «Тюменская обл. Ханты-Мансийский автономный округ, окрестности г. Ханты-Мансийска, деградированный луг, 30 VIII 2004, № 54. И. М. Красноборов, М. Н. Ломоносова, Н. Прийдак» (NS).

Родство. Родствен широко распространенному евразийскому виду *M. palustris* (L.) L. и центрально-европейскому узколокальному эндемику — *M. radicans* Opiz (секция *Myosotis*). От *M. palustris* отличается восходящими стеблями, укореняющимися у основания, и многочисленными густоопушенными вегетативными побегами, выходящими из пазух стеблевых листьев, а также формой чашечки и эремов. От *M. radicans* отличается густо облиственными короткими верхнерозеточными побегами, особенно многочисленными у основания стеблей и более или менее густо опушенными длинными грубыми оттопыренными волосками, а также формой и размерами чашечки.

M. palustris — евразийский вид, восточной границей распространения которого является р. Лена в Якутии. Полиморфен по степени опушенности стеблей и листьев. У растений из Европы стебель в нижней части волосистый. У сибирских популяций стебель слабо опушенный или почти голый, блестящий. У *M. krasnoborovii* стебель и вегетативные побеги густо опушены длинными грубыми щетинковидными волосками. Такой тип опушения не отмечен у других видов секции *Myosotis*. Другой диагностический признак — вегетативные побеги, выходящие из пазух стеблевых листьев — весьма редко проявляется у многолетних видов этой секции. Он выражен у некоторых популяций *M. palustris* из Псковской, Ленинградской и Новгородской областей, а также у среднеевропейских видов — *M. radicans*, описанного из Чехословакии, и *M. orbelica* (Velen.) D. Peev. et N. And. — из Болгарии. В отличие от нашего вида у данных видов вегетативные побеги формируются только у основания стеблей; они малочисленные, длинные, ползучие и мало облиственные. У *M. krasnoborovii* вегетативные побеги формируются в пазухах даже верхних стеблевых листьев; они многочисленные, короткие, полурозеточные, густо облиственные. Этот признак коррелирует с наличием длинного корневища и полулежачих стеблей, укореняющихся в нижней части.

Вид назван в честь И. М. Красноборова — известного исследователя и знатока флоры Сибири.

Благодарности

Авторы признательны Н. В. Прийдак за выполнение рисунка и В. В. Никитину за помощь при составлении латинского диагноза.

Исследования выполнены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-48493).

SUMMARY

A new species *Myosotis krasnoborovii* O. Nikiforova et Lomon. was described in the affinity of *M. palustris* (L.) L. and *M. radicans* Opiz (sect. *Myosotis*).

УДК 582.542.1 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 12

© Э. Ц. Габриэлян

GAUDINOPSIS EGOROVAE И *PARACOLPODIUM TZVELEVII* (*POACEAE*) — НОВЫЕ ВИДЫ ИЗ АРМЕНИИ

E. Tz. GABRIELIAN. *GAUDINOPSIS EGOROVAE* AND *PARACOLPODIUM TZVELEVII* (*POACEAE*), NEW SPECIES FROM ARMENIA

Отдел систематики и географии растений
Института ботаники Национальной академии наук Армении
375063 Ереван, Аван
E-mail: botany@web.am
Поступила 25.05.2005

Выявлено 2 новых вида из Армении — *Gaudinopsis egorovae* и *Paracolpodium tzvelevii*, последний род является новым родом для Армении. Даются описания видов с указанием типов, местообитания, приводятся фотографии типовых образцов.
Ключевые слова: новые виды, *Poaceae*, Армения.

Во время работы с неопределенным гербарным материалом по злакам для заключительного 11-го тома «Флоры Армении» было выявлено несколько новых видов. 2 из них публикуются здесь в честь моих близких друзей и давних коллег — Татьяны Владимировны Егоровой и Николая Николаевича Цвелёва, общение с которыми всегда является весьма плодотворным.

Gaudinopsis egorovae Gabrielian sp. nov.

Planta annua, 4—15 cm alta, innovationibus vegetativis 6—12 fasticulatum positis. Culmi tenues in nodis, 0.2—0.5 mm crassi, vulgo geniculate curvati in nodis. Vaginae libere; ligulae 2—5 mm lg., membranaceae, acuminatae; laminae 1—2 cm lg., 1—2 mm lt. complicatae, extra leaves, intra scaberulae. Paniculae spiciformes, angustissimae, 2—4 cm lg., 2—3(4) mm lt., ramulis valde abbreviates. Spiculae distantes, 7—8 mm lg., 3—4-flores, bisexuales, rachilla glabra. Glumae 4.5 mm lg., subaequilongae, acutae, glabrae et leves, trinerves. Lemmata ca. 6 mm lg., anguste elliptica, acuminata, 5-nervia, in dimidio inferiore tota facie patule pilosa, arista 7—8 mm lg., contorta et declinata, scabriuscula; callus pilosus. Paleae membranaceae, 3—4 mm lg., apice breviter bidentatae, secus carinis brevissime pilosae. Antherae 1 mm lg. Caryopsis 2 mm lg. (fig. 1).

Holotypus: «Armenia, valle Araratica, semidesertum artemisietum ad pedem jugi Erach (Bozburun), 800 m alt. supra mare. 17 VII 1956, E. Gabrielian» (ERE, isotypus — LE).

Affinitas. A specie proxima — *G. macra* (Steven ex M. Bieb.) Eig, innovationibus vegetativis dense fasciculatis, inflorescentia depauperata, laxa, floribus in spicula minus numerosis et antheris minoribus differt.

Species in honorem familiae *Cyperaceae* investigatoris cl. T. Egorovae nominatur.

Однолетние растения 4—15 см выс., с 6—12 пучковато расположенными вегетативными побегами. Стебли тонкие, 0.2—0.5 мм толщ., обычно в узлах коленчато изогнутые. Влагалища открытые; язычки 2—5 мм дл., перепончатые, заостренные; листовые пластинки 1—2 см дл., 1—2 мм шир., вдоль сложенные, снаружи гладкие, внутри шероховатые. Метелки колосовидные, очень узкие, 2—4 см дл.. 2—3(4) мм шир., с сильно укороченными веточками. Колоски расставленные, 7—8 мм дл., 3—4-цветковые, обоеполые, с голой осью. Колосковые чешуи 4.5 мм дл., почти равные, острые, голые и гладкие, с 3 жилками. Нижние цветковые чешуи около 6 мм дл., узкоэллиптические, заостренные, с 5 слабо заметными жилками. в нижней половине по всей поверхности оттопыренно волосистые, с коленчато-отогнутой, закрученной, шероховатой осью 7—8 мм дл.; каллус волосистый. Верхние цветковые чешуи перепончатые, 3—4 мм дл., на верхушке коротко 2-зубчатые, по килям очень коротковолосистые. Пыльники 1 мм дл. Зерновки 2 мм дл. (рис. 1).

Голотип: «Армения, Араратская долина, полынная полупустыня у подножия хр. Ерах (Бозбурун). 800 м над ур. м. 17 VII 1956, Э. Габриэлян» (ERE, изотип — LE).

Родство. От *G. macra* отличается наличием густого пучка вегетативных побегов, более обедненным соцветием, меньшим числом цветков в колоске и более мелкими пыльниками.

Вид назван в честь выдающегося исследователя сем. *Cyperaceae* Т. В. Егоровой.

Paracolpodium tzvelevii Gabrielian sp. nov.

Planta perennis, 50—75(80) cm alta, longae rhizomatosa. Culmi erecti, glabri et laeves. Vaginae fere usque ad basin liberae; ligula 4—5 mm lg., membranacea; laminae 5—6 mm lg., 2—3 mm lt. Paniculae 8—9 cm lg., 2 cm lt., plus minusve densae; ramuli laeves. Spiculae 4—5 mm lg., uniflorae. Glumae subaequilongae, circa 4 mm lg., ellipticae, violaceae, 1—3-nervis. Lemmata 4.5 mm lg., in parte superiore late membranacea, fere tota facie (praeter apicem) crispe pilosa. Antherae 3 mm lg., flavae (fig. 2).

Holotypus: «Armenia, systema lac. Sevan, jugum Geghamicum, in cursu superiore fl. Argiczi, 2600 m supra mare. 22 VI 1981, E. Gabrielian» (ERE, isotypus — LE).

Affinitas. A specie *P. colchicum* (Albov) Tzvelev paniculas densiore, interrupta, glumis late ellipticis, obtusiusculis, violaceis (non lanceolatis, acutis, viridibus), lemmatis fere tota facie (non solum in parte inferiore secus nervos) crispe pilosis et antheris flavis (non violaceis) differt.

Species in honorem familiae *Poaceae* investigatoris cl. N. Tzvelevii nominatur.

Многолетние растения 50—75(80) см выс., с длинными корневищами. Стебли прямостоячие, голые и гладкие. Влагалища почти до основания свободные; язычок 4—5 мм дл., перепончатый; листовые пластинки 5—6 см дл., 2—3 мм шир. Метелки 8—9 см дл., 1—2 см шир., более или менее густые; веточки гладкие. Колоски 4—5 мм дл., с 1 обоеполым цветком. Колосковые чешуи около 4 мм дл., почти равные, эллиптические, фиолетовые, с 1—3 жилками. Цветковые чешуи 4.5 мм дл., в верхней части широко перепончатые, почти по всей поверхности (за исключением верхушки) курчаво волосистые. Пыльники 3 мм дл., желтые (рис. 2).

Голотип: «Бассейн оз. Севан, Гегамский хр., верховье реки Аргичи. 2600 м над ур. м. 22 VI 1981, Э. Габриэлян» (ERE, изотип — LE).

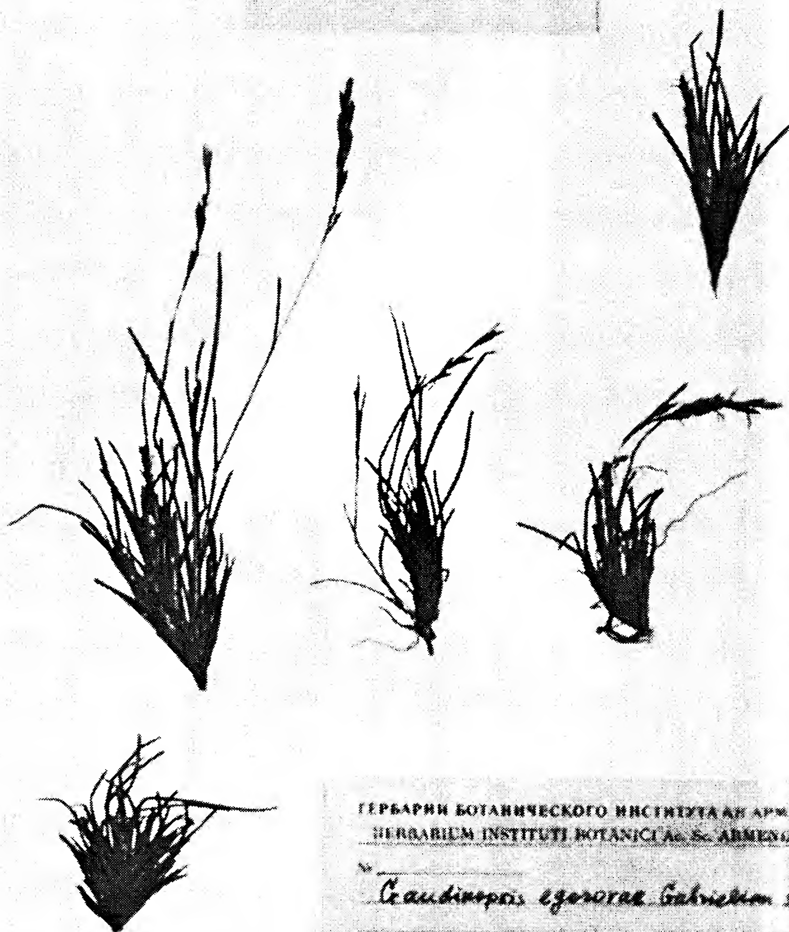


Рис. 1. *Gaudinopsis egorovae* Gabrielian.

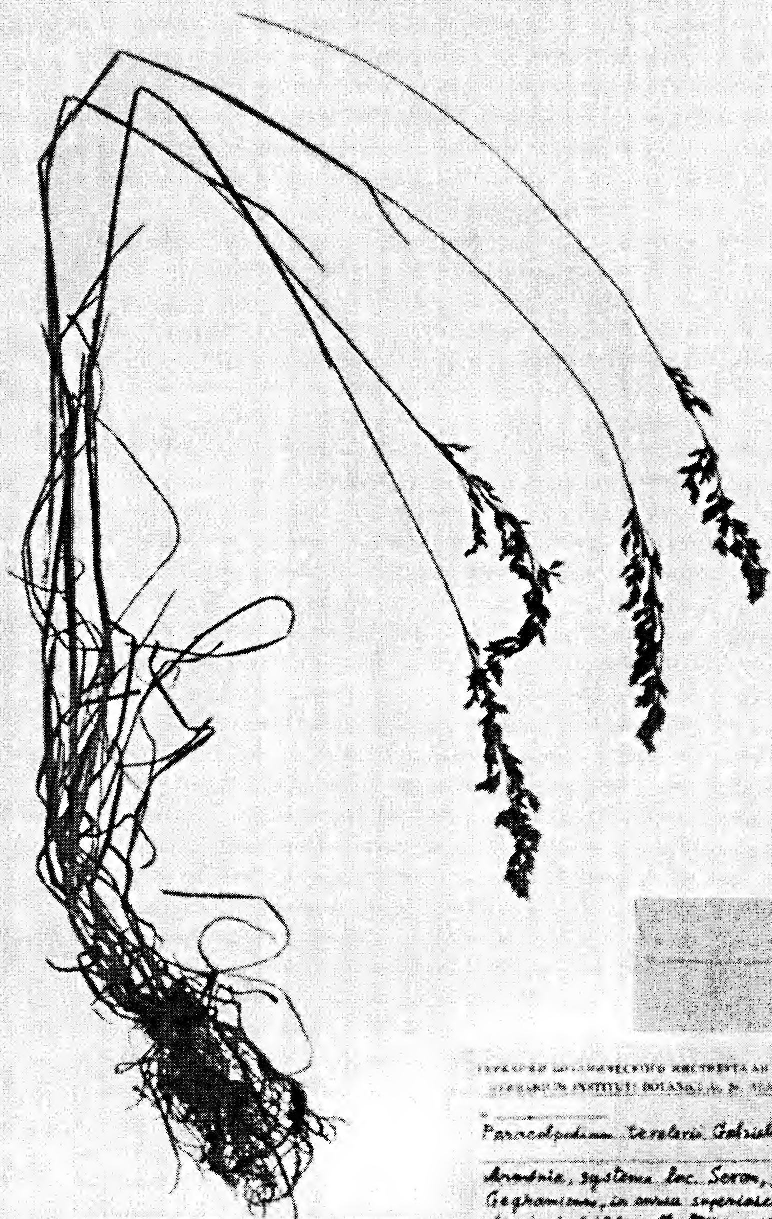


Рис. 2. *Paracolpodium tzvelevii* Gabrielian.

Родство. От *P. colchicum* (Albov) Tzvelev отличается более густой прерывистой метелкой, широко эллиптическими, туповатыми, фиолетовыми (а не ланцетными, острыми, зелеными) колосковыми чешуями; цветковыми чешуями почти по всей поверхности курчаво волосистыми (а не только в нижней части по жилкам), пыльниками желтыми (а не фиолетовыми).

Вид назван в честь выдающегося исследователя сем. *Poaceae* Н. Н. Цвелёва.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта National of Science and Advanced Technologies (NFSAT BO 063-02) и Civilian Research and Development Foundation (CRDF 12013).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Dogan M. Contribution to the study of Turkish grasses. I // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1982. Vol. 40. N 1. P. 75—87.

Dogan M. Gaudinopsis Eig // Flora of Turkey / Ed. by P. H. Davis. Edinburgh, 1985. Vol. 9. P. 318—320.

Eig A. Zwei neue Gramineengattungen von der Ventenata-Gattung gesondert // Feddes Repert. 1929. N 27—28. P. 65—79.

SUMMARY

Two new species of the *Poaceae* family — *Gaudinopsis egorovae* Gabrielian sp. nov. and *Paracolpodium tzvelevii* Gabrielian sp. nov. are described from Armenia.

УДК 582.757.2(574.4) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 12

© К. С. Байков, И. В. Хан

НОВЫЙ ВИД *EUPHORBIA* (*EUPHORBIACEAE*) ИЗ ВОСТОЧНОГО КАЗАХСТАНА (КАЛБИНСКИЙ ХРЕБЕТ)

K. S. BAIKOV, I. V. KHAN. A NEW SPECIES OF *EUPHORBIA* (*EUPHORBIACEAE*) FROM THE EASTERN KAZAKHSTAN (KALBA RANGE)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383) 330-19-86
E-mail: kbaikov@mail.ru
Поступила 11.03.2005

Приводятся описание и рисунок нового вида *Euphorbia kalbaensis* Baikov et I. Khan (секция *Tulocarpa*), собранного в Восточном Казахстане (хр. Калбинский). Обсуждается его положение в системе секции, указаны отличия от близких видов *E. buchtormensis* и *E. subamplexicaulis*.
Ключевые слова: *Euphorbia kalbaensis*, новый вид, Восточный Казахстан.

В июне 2004 г. Алтайским государственным университетом была организована экспедиция в Восточный Казахстан под руководством профессора А. Н. Куприянова. В ходе экспедиционных работ на Калбинском хр. был собран новый, ранее неизвестный науке, вид *Euphorbia* (молочай). Как показали проведенные в связи с этой



1892

находкой сравнительно-морфологические исследования и анализ литературных источников (Meyer, 1833; Ledebour, 1850; Boissier, 1862; Прохaнов, 1933, 1949; Гамаюнова, 1963), новый вид относится к секции *Tulocarpa* Raf. (характерный признак секции — бородавчатые выросты на поверхности плодов) и принадлежит серии *Alatavicae* Baikov (Байков, 2001).

Euphorbia kalbaensis Baikov et I. Khan sp. nov. (sect. *Tulocarpa* Raf., subsect. *Purpuratae* Prokh., ser. *Alatavicae* Baikov). — Herbae perennes, 50—70 cm alt., virides, glabrae. Radix verticalis, apice multicaulis. Caules erecti, firmuli, simplices. Folia caulina 3—4(5) cm lg., 8—12 mm lt., subsessilia, oblonga vel late linearia, ad basin plus minusve rotundata vel subcordata, imprimis supra medium dilatata, apice obtusa, rotundata, margine subserrulata; summa breviora. Umbella 5-radiata, radiis lateralibus nullis vel paucis, simplicibus vel bifidis. Bracteae omnia binae, 8—15 mm lg., ellipticae, obtusae, margine subserrulata. Cyathiorum involucrum campanulatum, 3—4 mm diam., extus glabrum, lobis 5 triangulatis glabris denticulatis et glandulis 4 transverse ellipticis. Capsulae 4—4.5 mm lg. et diam., subglobosae, subsulcatae, verrucis longis cylindricis circa 1.5 mm lg. obsitae. Styli 1.5—2 mm lg., basi ad 1/4 connati, apice circa 1/3 bifidi. Stigmata terminalia, subincrassata, pallida. Semina ignotae. (Vide figuram).

Typus: Kazakhstania Orientalis, jugum Kalba, in declivibus petrosis fruticosis, 49°05′ b. l., 83°20′ o. l., alt. 1362 m, 27 V 2004, fl. et im. fr., I. Khan (NSK, isotypi — LE, MW, TK).

Affinitas. Species nostra *E. buchtormensi* Ledeb. et *E. subamplexicauli* Kar. et Kir. similis est, sed plantae alti bene distincta. Ab *E. buchtormensi* indumento nullo et verrucis longis cylindricis, ab *E. subamplexicauli* — bracteis binis quoque differt.

Area geographica. Jugum Kalba. E loco unico tantum cognita.

Многолетние травы 50—70 см выс., зеленые, голые. Корень вертикальный, многоглавый. Побеги прямые, довольно крепкие, простые. Листья 3—4(5) см дл., 8—12 мм шир., почти сидячие, продолговатые или широколинейные, в основании более или менее закругленные или сердцевидные, обычно выше середины расширенные, наверху тупые, усеченные или закругленные, по краям неясно мелкопильчатые; листья верхней мутовки более короткие. Зонтик 5-лучевой, с двухраздельными лучами. Боковые лучи немногочисленные или отсутствуют. Прицветные листья парные, 8—15 мм дл., эллиптические, тупые, по краям неясно мелкопильчатые. Обвертка циатия колокольчатая, 3—4 мм в диам., снаружи голая, с 5 треугольными голыми, по краям мелкозубчатыми лопастями. Нектарники в числе 4, поперечно эллиптические. Коробочки 4—4.5 мм дл. и диам., почти шаровидные, слегка бороздные, усажены длинными цилиндрическими бородавками около 1.5 мм дл. Столбики 1.5—2 мм дл., в основании до 1/4 сросшиеся, наверху около 1/3 двураздельные. Рыльца верхушечные, слегка утолщенные, бледные. Семена неизвестны (см. рисунок).

Тип: Восточно-Казахстанская обл., Калбинский хр., каменистые осыпи, заросшие кустарником, 49°05′ с. ш., 83°20′ в. д., выс. 1362 м, 27 V 2004, цв. и незр. пл., И. Хан (NSK, изотипы — LE, MW, TK).

Родство. Наш вид сходен с *E. buchtormensis* и *E. subamplexicaulis*, но хорошо отличается более высокими побегами. От *E. buchtormensis* дополнительно отличается отсутствием опушения и длинными цилиндрическими выростами на плодах, от *E. subamplexicaulis* — парными брактеями.

Euphorbia kalbaensis.

Внешний вид (*А*), срединные листья (*Б*), листья верхней мутовки (*В*), брактеи (*Г*), циатии с завязью (*Д*). Масштабная линейка — 1 см.

Распространение. Известен из одного местонахождения на Калбинском хр.

Хорологически новый вид наиболее тесно связан с *E. buchtormensis*. Вероятна их дивергенция от общего предкового вида, в настоящее время не сохранившегося.

Благодарности

Авторы благодарны А. Н. Куприянову за организацию экспедиционных исследований. Исследование выполнено при поддержке грантов президента Российской Федерации для молодых докторов наук (МД-2030.2004.4) и Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 04-04-48493, 04-04-63097).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байков К. С. Конспект секции *Tulocarpa* рода *Euphorbia* в Северной Азии // Turczaninowia. 2001. Т. 4, № 4. С. 37—63.

Гамаюнова А. П. Род *Euphorbia* // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1963. Т. 6. С. 67—108.

Проханов Я. И. Систематический обзор молочаев Средней Азии. М.; Л., 1933. 241 с.

Проханов Я. И. Род *Euphorbia* // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 304—495, 734—744.

Проханов Я. И. Конспект системы молочаев СССР. Добавления и изменения // Новости систематики высших растений. 1964. Т. [1]. С. 226—237.

Boissier E. Euphorbieae // Candolle A. P. de. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis. 1862. Vol. 15(2). P. 3—188.

Ledebour C. F. Euphorbia L. // Flora rossica. Stuttgartiae, 1850. Vol. 3(2).

Meyer C. A. Euphorbia L. // Ledebour C. F., Meyer C. A., Bunge A. Flora Altaica. Berolini, 1833. Vol. 4. P. 178—196.

SUMMARY

The description and image of a new species *Euphorbia kalbaensis* Baikov et Khan, sp. nov. (sect. *Tulocarpa*), collected in Eastern Kazakhstan (Range Kalba) is given. Its position in system of the section is discussed, differences from species *E. buchtormensis* and *E. subamplexicaulis* are specified.

УДК 582.999 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 12

© Г. А. Лазьков

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *ACANTHOLIMON* (*LIMONIACEAE*) ИЗ КЫРГЫЗСТАНА

G. A. LAZKOV. NEW SPECIES OF THE GENUS *ACANTHOLIMON* (*LIMONIACEAE*) FROM KYRGYZSTAN

720071 Кыргызстан, Бишкек, пр. Чуй, 265
Биолого-почвенный институт НАН КР, Лаборатория флоры, Гербарий (FRU)
E-mail: glazkov1963@mail.ru

Поступила 04.05.2005

Описаны новые виды *Acantholimon strictiforme* E. Nikit. ex Lazkov и *Acantholimon narynense* Lazkov из Кыргызстана.

Ключевые слова: *Limoniaceae*, *Acantholimon*, Кыргызстан, новые виды.

При изучении гербарного материала по роду *Acantholimon* L. из Кыргызстана. хранящегося в Гербарии Биолого-почвенного института НАН Кыргызстана (FRU). были обнаружены некоторые образцы, которые не удалось определить по имею-

щейся литературе (Линчевский, 1993). Сравнение их с типами ранее описанных таксонов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), позволило установить, что они относятся к новым для науки видам этого рода. Один из них был ранее описан Е. В. Никитиной (1959), но, к сожалению, только на русском языке, что делает описание недействительно обнародованным. Ниже приводятся описания этих видов.

Acantholimon strictiforme E. Nikit. ex Lazkov sp. nov. — *Acantholimon strictiforme* E. Nikit, 1959, во Фл. КиргССР 8 : 153 (descr. ross.).

Suffruticulus pulvinum plus minusve densum formans. Caudice rami apice foliis emortuoris deorsum directis vestiti. Folia anni currentis (1.5)2—3 (3.5) cm lg., parte medio 1.1—1.5 mm lt., subuliformia, media horizontaliter, inferiora deorsum directa, rigida, margine scabra, glaucescentia. Pedunculi 10—25 cm alt., simplices vel pauciramosi, scabri. Spiculae 10—12 mm lg., biflorae, valde dissitae. Bracteae glabrae, margine late membranaceae, exteriores 7—8 mm lg., lanceolatae, in acumen 2 mm lg. attenuatae, interiores 8—10 mm lg., oblongae, breviter acuminatae vel obtusae. Calyx 9—10 mm lg., infundibuliformis; tubo 6—7 mm lg., rariter piloso, limbo 3 mm lg., indistincte breviter lobato, purpureo. Petala rosea. (Vide figure).

Typus: Kyrghyzstan, «Dist. Lailak, jugum Turkestan, locus Beles-Mazar, declivum boreali-orientale, in praemontiis, 09 VIII 1956, Aidarova, Faleeva» (LE, isotypi — FRU, MW).

Affinitas. Ab *A. compacto* Korov. caespite laxiore et ab *A. schachimardanico* Lincz. spiculis bifloris differt.

Полукустарничек, формирующий более или менее плотную подушку. Ветви каудекса в верхней части покрыты отмершими, вниз направленными листьями. Листья текущего года (1.5)2—3(3.5) см дл., в средней части 1.1—1.5 мм шир., шиловидные, средние горизонтально, а нижние к основанию отогнутые, жесткие, по краю шероховатые, сизо-зеленые. Цветоносы 10—25 см выс., простые или немного ветвистые, шероховатые. Колоски 10—12 мм дл., двухцветковые, сильно расставленные. Прицветники голые, широкопленчато окаймленные; наружные 7—8 мм дл., ланцетные, оттянутые в острие до 2 мм дл., внутренние 8—10 мм дл., продолговатые с коротким острием или туповатые. Чашечка 9—10 мм дл., воронковидная. Трубка чашечки 6—7 мм дл., с редкими волосками; отгиб 3 мм дл., неявно коротколопастный, пурпурный. Лепестки розовые. (См. рисунок).

Тип: Кыргызстан, «КиргССР, Ляйлякский район, Туркестанский хр., урочище Белес-Мазар, склон северо-восточный, предгорья, 9 VIII 1956, Айдарова, Фалеева» (LE, изотипы — FRU, MW).

Родство. От *A. compactum* Korov. отличается более рыхлой дерновиной. От *A. schachimardanicum* Lincz. — двухцветковыми колосками.

Acantholimon narynense Lazkov sp. nov.

Suffruticulus pulvinum plus minusve densum formans. Folia anni currentis 3—4 cm lg., parte medio 1.2—1.5 mm lt., subuliformia, basi dilatata, rigida, margine breviter ciliata, dilute viridia. Pedunculi 7—10 cm alt., scabri. Spicilae 10—12 mm lg., uniflorae, approximatae, in spicas biseriales dispositae. Bracteae glabrae, margine late membranaceae, exteriores 5—6 mm lg., ovatae, acuminatae, interiores 7—8 mm lg., oblongae, breviter acuminatae vel obtusatae. Calyx 9—10 mm lg., infundibuliformis; tubo 6—7 mm lg., dense piloso; limbo 3 mm lg., indistincte breviter lobato, nervis subpilosis, purpureo. Petala rosea. (Vide table).



Типовой образец *Acantholimon strictiforme* E. Nikit. ex Lazkov.

Typus: Kyrghyzstan, «Distr. Koczkor, in systemate fluminis Czarskije vorota, 276 km versus urb. Naryn, declivum expositionis boreali-occidentalis, steppa pratensis gramineovariiherbosa, 03 VI 1966, Mursaliev» (LE, isotypus — FRU).

Affinitas. Ab *A. sakenii* Bunge calyce purpureo (nec albo) differt.

Полукустарничек, формирующий более или менее плотную подушку. Листья текущего года 3—4 см дл., в средней части 1.2—1.5 мм шир., шиловидные, в основании расширенные, жесткие, по краю коротко реснитчатые, светло-зеленые. Цветоносы 7—10 см выс., шероховатые. Колоски 10—12 мм дл., одноцветковые, сближенные, в двурядных колосьях 2—3 см дл. Прицветники голые, широкопленчато окаймленные; наружные 5—6 мм дл., яйцевидные, оттянутые в острие, внутренние 7—8 мм дл., продолговатые с коротким острием или туповатые. Чашечка 9—10 мм дл., воронковидная. Трубка чашечки 6—7 мм дл., густо опушенная; отгиб 3 мм дл., неявно коротколопастный, с более или менее опушенными жилками, пурпурный. Лепестки розовые (см. таблицу-вклейку).

Тип: Кыргызстан, «Кочкорский район, бассейн реки Чарские ворота, 276 км в сторону Нарына, северо-западная экспозиция, злаково-разнотравная лугостепь, 3 VI 1966, Мурсалиев» (LE, изотип — FRU).

Родство. От *A. sakenii* Bunge отличается пурпурной (а не белой) чашечкой.

Благодарности

Автор выражает благодарность А. Н. Сенникову за перевод описаний на латинский язык.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Линчевский И. А. Сем. *Limoniaceae* — Кермековые // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1993. Т. 10. С. 7—46.

Никитина Е. В. Семейство Свинчатковые — *Plumbaginaceae* Lindl. // Флора Киргизской ССР. Фрунзе, 1959. Т. 8. С. 144—174.

SUMMARY

Article contains descriptions of two new species *Acantholimon strictiforme* relative to *A. compactum* Korov. and *Acantholimon narynense* relative to *A. sakenii* Bunge from Kyrghyzstan.

© Li-Song Wang

PTERNOPETALUM BIPINNATUM (APIACEAE), A NEW SPECIES FROM GUANGXI (CHINA)

ЛИ-СОН ВАН. *PTERNOPETALUM BIPINNATUM* (*APIACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ИЗ ПРОВИНЦИИ ГУАНСИ (КИТАЙ)

Laboratory of Systematics and Evolutionary Botany,
Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Xiangshan, Beijing 100093, P. R. China
E-mail: lswang@ibcas.ac.cn
Received 25.05.2005

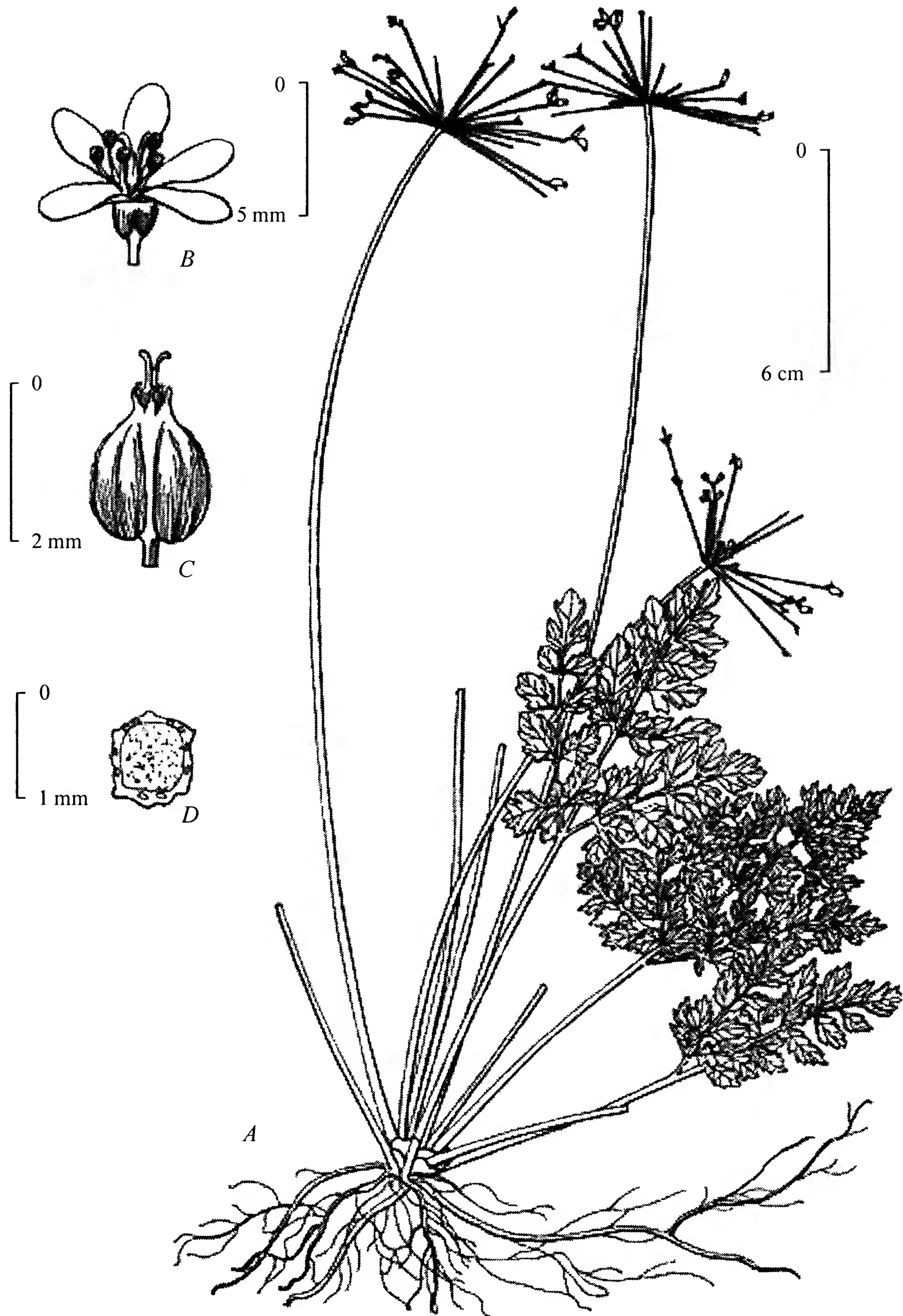
A new species *Pternopetalum bipinnatum* L. S. Wang is described from NW Guangxi of China and illustrated. The new species is related to *P. trichomanifolium* (Franch.) Hand.-Mazz.
Key words: *Apiaceae,* taxonomy, *Pternopetalum*, new species, China.

Pternopetalum Franch. is a genus of the family *Apiaceae*, belonging to the tribe Apieae of the subfamily *Apioideae* (Pu, 1985; Pimenov, Leonov, 1993). It numbers 20 to 32 species, of which about 19 are endemic to China, and only 2 or 3 species are known from Bhutan, Sikkim, India, Korea and Japan (Hiroe, 1958, 1979; Pu F.-T., 1985, 2001: Pu F. D., 1986, 1993; Mukherjee, Constance, 1993; Watson, 1998, 1999; Pu, Phillippe. 2005). West Sichuan, Northwest Yunnan and South-eastern Tibet are diversity center of *Pternopetalum* (Shu, Sheh, 2001).

It is relatively easy to recognize the genus due to the presence of saccates at the base of petals, and small umbelets with only 2—3 (—4)-flowers. Morphologically, it seems to be a rather natural genus in *Apiaceae* (Valiejo-Roman et al., 2002). The Collective efforts of *Umbelliferae* experts, especially R.-H. Shan and F.-T. Pu (Shan et al., 1978; Pu, 1985). were resulted in present knowledge of *Pternopetalum* Franch. Species and their diagnostics. However, due to the development of new phylogenetic insights on the subfamily *Apioideae* (Downie, Katz-Downie, 1996; Downie et al., 1999, 2000a, b; Valiejo-Roman et al., 1998, 2002; Plunkett et al., 1999), more full systematic knowledge and data set to understand the phylogeny of *Pternopetalum* Franch. are urgently needed. For instance. C. M. Valiejo-Roman et al. (2002) studied ITS1-2 sequences of two species of the genus in comparison with some other Sino-Himalayan taxa of *Apiaceae* and showed (in contrast with current taxonomy) that *Pternopetalum* is related to *Meebeldia* and *Sinocarum*.

We made the comprehensive comparison and analysis of *Pternopetalum* specimens kept in the Herbaria HGAS, IBSC, KUN, PE and SWFC, the type specimens from BM. E, K and P, and the regional field investigations in Yunnan, Guangxi, Sichuan, Guizhou provinces of China. As a result, a new species in this genus has been found. The type specimen of the species was collected in limestone region in Leye County, north Guangxi Province of China by botanical expedition to upper reaches of Hongshui River on 1989. This region was intensively investigated due to its floristic importance fifteen years ago (Liu, 1996), but this herbarium specimen was unavailable for investigation up to now. Detailed morphological comparison and analysis confirm this new species, which hereby is described under the name of *Pternopetalum bipinnatum*. According the expedition data, the new species of *Pternopetalum* grows in the humid habitats under the evergreen broad-leaved forest, accompanied by some species of *Theaceae*, *Fagaceae*, *Lauraceae*. and *Magnoliaceae*.

Pternopetalum bipinnatum L. S. Wang, sp. nov. Herbae perennes, radicibus fibrillosis, 5—6 cm longis, ad 2 mm in diametro. Caules striati, vulgo basi residuis vaginis fo-



Pternopetalum bipinnatum (from holotype, drawn by Wang Ling).

A — habit, *B* — flower, *C* — fruit, *D* — transaction of mature fruit. Scale: *A* — 6 cm, *B* — 5 mm, *C* — 2 mm, *D* — 1 mm.

Morphological comparison of *Pternopetalum bipinnatum* and *P. trichomanifolium*

Characters	*P. bipinnatum*	*P. trichomanifolium*
Duration	Perennial	Perennial
Root	Fibrous	Fibrous
Stems	2—3, up to 30 cm	1—3, up to 45 cm
Leaves	Basal, 2-pinnate, petiole 3—9 cm long	Basal, ternate-3—4-pinnate, petiole 3—19 cm long
Leaflets	Ultimate segments oblong, 0.5—1.5 cm long, 0.5—1 cm broad, at the margin thin coriaceous, mucronate-crenate and thickened et the border	Ultimate segments linear, 1.5—4 mm long, <0.5 cm broad, membraneous
Rays	15—22, 3—4 cm long	7—40, 2—4.5 cm long
Umbellules	2—3-flowered	3—4-flowered
Bracteoles	2, linear	2—4, lanceolate
Sepals	Linear	Lanceolate
Petals	Entire and without incurved apex	Retuse and with incurved apex
Styles	Slightly recurved	Erected
Fruits	Round, ca. 2—2.5 mm long, 1.5—2 mm in diam., two mericarps are developed in fruit, ribs prominent and glabrous	Narrow elliptical, ca. 3—4 mm long, 1 mm in diameter, often only one mericarp develops in fruit, ribs filiform
Vittae	1—2	1—3

liorum emortuorum tecti, aphylli. Folia omnia radicalia, bipinnata, ambitu rhomboidea, petiolis 3—9 cm longis, lobis ultimis oblongis, 0.5—1—5 cm longis, 0.5—1 cm latis, tenuiter coriaceis, margine mucronato-crenatis incrassatisque. Umbellae terminales 2—3, radiis 15—22, inaequilongis, bracteis nullis. Umbellulae 2—3-florae, bracteolis 2, linearibus, radiolis evolutis, pedicello floris terminalium pedicellis floribus lateralibus longiore, sepalis linearibus, ad 0.8 mm longis, 0.2 mm latis, petalis albis, oblongis, apice non incurvis, stylopodiis conicis, stylodiis vix reflexis, ad 0.2 mm longis, fructibus fere globosis, 2—2.5 mm longis, 1.5—2 mm in diam., jugis prominentibus, glabris, vittis vallecularibus 1—2.

Typus: China, Guangxi Province, Leye County, Tonglezheng, Yangling, alt. 900 m, on brushy limestone slope, 7, May, 1989, Plant Expedition of upper reaches in Hongshui River 89-1019 (KUN). (See figure).

Affinitas: Species nova *Pternopetalo trichomanifolio* (Franch.) Hand.-Mazz. affinis est, sed foliis bipinnatis (non 3—4 pinnatisectis), lobis ultimis foliorum oblongis (non linearibus), 0.5—1.5 cm (non 1.5—4 mm) longis, 0.5—1 cm (non minus 0.5 cm) latis, coriaceis (non membranaceis), ad margine crenatis, sepalis linearibus (non lanceolatis), petalis integris, apice non incurvis (non retusis, apice lobulis incurvis), fructibus ambitu rotundatis (non anguste ellipticis), stylodiis vix reflexis (non strictis), mericarpiis ambobus (non solitariis) evolutis bene differt.

Perennial herbs, up to 30 cm tall. Roots fibrillose, 5—6 cm long and 2 mm in diam. Stems striate, without leaves, usually covered at the base by remains of sheaths of died leaves. Leaves all basal, 2-pinnate, rhombic in outline, petioles 3—9 cm long; leaflets usually oblong, 0.5—1.5 cm long, 0.5—1 cm broad, thin coriaceous, at the margin mucronate-crenate and thickened. Umbels terminal, 2 or 3, with 15—22 unequal rays, bracts absent; each umbellule bear 2—3 flowers. Flowers pedicellate, the pedicel of terminal flower is usually longer than those of lateral ones, bracteoles 2, linear; sepals linear, ca. 0.8 mm long, 0.2 mm broad; petals white, oblong, apex not incurved; stylopodiums conical; styles slightly recurved, ca. 0.2 mm long. Fruits almost globose, 2—2.5 mm long

and 1.5—2 mm in diam.; ribs prominent and glabrous; vittae 1—2. Flowering and fruiting period is from April to July. (See figure).

Type: China, Guangxi Province, Leye County, Tonglezheng, Yangling, alt. 900 m, on brushy limestone slope, 7, May, 1989, Plant Expedition of upper reaches in Hongshui River 89-1019 (KUN).

A detailed morphological comparison of two species is given in table.

Acknowledgements

I would like to thank the curators of HGAS, IBSC, KUN, PE and SWFC, who allowed us to study their *Pternopetalum* specimens, and BM, E, K and P for sending the valuable type specimens for this research. It is extremely grateful to Prof. Michael G. Pimenov for improving this manuscript, helping translate Latin description and much other suggestion. Thanks to Ms. Ling Wang for drawing the fine illustrations. This work was supported by the Project of the Chinese Academy of Sciences (kscx2-sw-108).

REFERENCES

Downie S. R., Katz-Downie D. S. A molecular phylogeny of *Umbelliferae* subfamily *Apioideae*: evidence from nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences // Amer. J. Bot. 1996. Vol. 82. P. 234—251.

Downie S. R., Katz-Downie D. S., Spalik K. A phylogeny of *Apiaceae* tribe *Scandiceae*: evidence from nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences // Amer. J. Bot. 2000a. Vol. 87. P. 76—95.

Downie S. R., Katz-Downie D. S., Watson M. F. A phylogeny of the flowering plant family *Apiaceae* based on chloroplast DNA rp116 and rpoC1 intron sequences: towards a suprageneric classification of subfamily *Apioideae* // Amer. J. Bot. 2000b. Vol. 87. P. 273—292.

Downie S. R., Watson M. F., Spalik K. Molecular systematics of Old World *Apioideae* (*Apiaceae*): Relationships among some members of tribe *Peucedaneae* sensu lato, the placement of several island-endemic species, and resolution within the apioid superclade // Canad. J. Bot. 1999. Vol. 78. P. 506—528.

Hiroe M. Umbelliferae of Asia (excluding Japan) no. 1. Botanical Institute Kyoto University Tokyo, 1958.

Hiroe M. Umbelliferae of World. Kyoto University Botanical Institute, Tokyo. 1979.

Katz-Downie D. S., Valiejo-Roman C. M., Terentieva E. I., Troitsky A. V., Pimenov M. G., Lee B., Downie S. R. Towards a molecular phylogeny of *Apiaceae* subfamily *Apioideae*: additional information from nuclear ribosomal DNA ITS sequences. Pl. Syst. Evol. 1999. Vol. 216. Pt 3—4. P. 167—195.

Liu L. (ed.) Summarization of natural condition and vegetation in the upper reaches of Hongshui River. Sciences Publisher, Beijing, 1996.

Mukherjee P. K., Constance L. Umbelliferae (*Apiaceae*) of India. New Delhi et al., 1993. 279 p.

Pimenov M. G., Leonov M. V. The genera of the *Umbelliferae*: a nomenclatoı. Royal Botanic Gardens, Kew, 1993. 156 p.

Plunkett G. M., Downie S. R. Major lineages within *Apiaceae* subfamily *Apioideae*: a comparison of chloroplast restriction site and DNA sequence data // Amer. J. Bot. 1999. Vol. 86. P. 1014—1026.

Pu F.-D., Phillippe L. R. Pternopetalum Franch. // Wu Zhengyi, Raven P. H. (eds.). Flora of China / Ed. by Zhengyi Wu, P. H. Raven. Science Press (Beijing), Missouri Botanical Garden Press (St. Louis), 2005. Vol. 14. P. 85—92.

Pu F.-T. Pternopetalum Franch. / Ed. by R.-H. Shan, M.-L. Sheh. Flora Reip. Pop. Sin. 1985. Vol. 55. Pt 2. Science Press, Beijing. P. 38—66.

Pu F.-T. Pternopetalum Franch. / Ed. by L.-K. Fu. et al. Higher plants of China. 2001. Vol. 8. QingDao Publishing House, QingDao. P. 610—617.

Pu F.-D. Pternopetalum Franch. / Ed. by Z.-Y. Wu. Flora Xizangica. 1986. Vol. Science Press, Beijing. P. 469—471.

Pu F.-D. Pternopetalum Franch. / Ed. by W.-T. Wang. et al. Vascular Plants of Hengduan Mountains. 1993. Science. Press, Beijing. P. 1313—1318.

Shan R.-H., Pu F.-T. On the Chinese genus *Pternopetalum* Franchet (*Umbelliferae*) // Acta Phytotax. Sin. 1978. Vol. 16. N 3. P. 65—78.

Shu P., Sheh M.-L. Pollen photographs and flora of *Umbelliferae* in China. Shanghai Scientific et Technical Publishers, Shanghai. 2001.

Valiejo-Roman C. M., Pimenov M. G., Terentieva E. I., Downie S. R., Katz-Downie D. S., Troitsky A. V. Molecular systematics of the *Umbelliferae*: Using nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences to resolve issues of evolutionary relationships. Bot. Zhurn. 1998. Vol. 83. N 7. P. 1—20.

Valiejo-Roman C. M., Terentieva E. I., Samigullin T. H., Pimenov M. G. nrDNA ITS sequences and affinities of Sino-Himalayan *Apioideae* (*Umbelliferae*) // Taxon. 2002. Vol. 51. P. 658—701.

Watson M. F. The World *Umbelliferae* Database. 1998. http://rbg-web2.rbge.org.uk/URC/urs.htm.

Watson M. F. Pternopetalum Franch. / Ed. by A. J. C. Grierson, D. G. Long. Flora of Bhutan. Edinburgh, 1999. Vol. 2. Pt 2. P. 483—484.

РЕЗЮМЕ

Из провинции Гуанси (Южный Китай) описан новый вид рода *Pternopetalum* — *P. bipinnatum* L. S. Wang, близкий к *P. trichomanifolium* (Franch.) Hand.-Mazz.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (571.17)

© Т. Е. Буко, С. А. Шереметова, А. Н. Куприянов, Д. В. Чусовлянов, Е. А. Кузьмина

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ФЛОРЫ КЕМЕРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

T. E. BUKO, S. A. SHEREMETOVA, A. N. KUPRIJANOV, D. V. CHUSOVLJANOV, E. A. KUZMINA. VASCULAR PLANT SPECIES NEW AND RARE TO THE FLORA OF KEMEROVO REGION

Институт экологии человека СО РАН
650025 Кемерово, ул. Рукавишникова, 21
Факс (8-3842) 36-34-62
Тел. (8-3842) 28-72-89
E-mail: kupr@kemsc.ru
Поступила 11.03.2005

Приведены сведения о местонахождениях 7 новых для Кемеровской обл. видов сосудистых растений, а также новые местонахождения для 6 редких видов и 14, внесенных в «Красную книгу Кемеровской области». 3 рода приводятся для области впервые (*Daucus*, *Gastrolychnis*, *Truellum*).
Ключевые слова: новые местонахождения, редкие виды, Кемеровская обл.

В результате экспедиционных исследований флоры и растительности, проведенных сотрудниками отдела экологии растительных ресурсов (Кузбасский ботанический сад) на территории области в течение 2001—2004 гг., были обнаружены виды и роды сосудистых растений, ранее не отмеченные для данной территории. Получены также новые данные о распространении некоторых редких для Кемеровской обл. видов, для которых приводятся новые местонахождения. Материалы хранятся в Гербарии Кузбасского ботанического сада. Названия таксонов даны с учетом сводки С. К. Черепанова (1995) и расположены в алфавитном порядке.

Новые для Кемеровской области виды

Daucus carota L. Беловский р-н, Бачатский разрез, отвалы, 10.07.2003, А. Куприянов, Ю. Манаков, Ю. Морсакова.

Ранее для области данный род и вид не отмечались (Определитель..., 2001). Данное местонахождение является наиболее восточным в Сибири, так как ранее этот адвентивный вид в пределах Сибири отмечался только в Новосибирской обл. (Пименов, 1996).

Festuca borissii Reverd. Кузнецкий Алатау, Заповедник «Кузнецкий Алатау», гора Большой Каным, привершинная часть, верхняя граница кара, щебнистая тундра, 1700 м над ур. м., 10.07.1998, Т. Буко.

Высокогорный Алтае-джунгаро-тяньшанский вид. Северо-восточная часть ареала приурочена к Западному и Северному Алтаю. Крайние точки распространения

располагаются на Сумультинском и Бащелакском (Стрельникова, 2000) хребтах. Очевидно, что обитание этого вида в Кузнецком Алатау имеет реликтовый характер.

Gastrolychnis tristis (Bunge) Czer. Таштагольский р-н, гора Куль-Тайга, склон западной экспозиции кара, влажная осыпь, 20.07.2003, Е. Кузьмина.

Ранее для области данный род и вид не отмечались (Определитель..., 2001). Приведенное местонахождение лежит на северо-западном пределе распространения вида в Сибири (Ковтонюк, 1993). Ближайшее местонахождение этого вида отмечено в Хакасии, в 80 км восточнее (Доронькин, 2003).

Iris bloudowii Ledeb. Таштагольский р-н, среднее течение р. Кабырза, скальные осыпи, 17.07.2003, Т. Буко, Е. Кузьмина.

Приведенный пункт находится на северо-западном пределе распространения вида в Сибири. Ближайшее местонахождение отмечено в Хакасии в 140 км восточнее (Доронькин, 1987).

Lathyrus krylovii Serg. Таштагольский р-н, западный склон Консинского разлома, верхняя граница пихтового леса, 29.07.2001, Т. Буко, Е. Кузьмина.

Приведенное местонахождение — самое северное для этого вида в Сибири (Курбатский, 1994).

Lupinaster eximium (Stephan ex Ser.) C. Presl. Таштагольский р-н, вершина, щебнистая тундра, 26.07.2003, Т. Буко, Е. Кузьмина.

Приведенное местонахождение лежит на северо-западном пределе распространения вида в Сибири. Ближайшее местонахождение отмечено в Хакасии, в 140 км восточнее (Курбатский, 1994).

Truellum sieboldii (Meissn.) Soják. Таштагольский р-н, окрестности пос. Мрассу, берег р. Мрассу, 17.07.2001, Т. Буко, Е. Кузьмина.

Ранее для области данный род и вид не отмечались (Тупицина, 1992; Определитель..., 2001).

Редкие для Кемеровской области виды

Allium vodopjanovae Friesen. Беловский р-н, окрестности с. Беково, каменистая степь, 20.05.2003, В. Берсенева, Ю. Манаков, Д. Чусовлянов, С. Шереметова; Беловский р-н, окрестности с. Шанда, каменистая степь, 21.05.2003, В. Берсенева, Ю. Манаков, Д. Чусовлянов, С. Шереметова; Промышленновский р-н на границе с Новосибирской обл., окрестности оз. Танай, каменистая степь, 11.07.2003, А. Куприянов, Ю. Манаков, Ю. Морсакова.

Редкий для области вид. В «Определителе растений Кемеровской области» (2001) не указывается для Кузнецкой котловины. Произрастает только на степных участках, которых в области становится все меньше в связи с расширяющейся угледобычей. Есть основания для включения этого вида в региональную Красную книгу.

Astragalus ceratoides Bieb. Новокузнецкий р-н, окрестности с. Подкатунь, Подкатунская Грива, скалы, 17.05.2004, Т. Буко, Д. Чусовлянов, С. Шереметова; Ленинск-Кузнецкий р-н, окрестности с. Золотаревка, разнотравный луг, 17.05.2003,

В. Берсенева, Ю. Манаков, Д. Чусовлянов, С. Шереметова; Беловский р-н, Караканский хр., каменистая степь, 18.05.2003, В. Берсенева, Ю. Манаков, Д. Чусовлянов, С. Шереметова.

Указывается во «Флоре Западной Сибири» (1933) как редкий для области вид, приводится 2 местонахождения: деревни Зеньков (г. Прокопьевск) и Кузедеево (Новокузнецкий р-н). В «Определителе...» (2001) цитируются эти же местонахождения.

Hierochloë sibirica (Tzvel.) Czer. Кемеровский р-н, окрестности г. Кемерово, берег оз. Суховского, 20.07.2002, О. Барышева, Т. Буко, Е. Кузьмина; Беловский р-н, окрестности с. Пермяки, разнотравно-злаковый луг, 23.05.2003, В. Берсенева, Ю. Манаков, Д. Чусовлянов, С. Шереметова.

Ранее для области этот вид был отмечен в двух пунктах: дер. Новочувашка и г. Топки (Пешкова, 1990; «Определитель...» (2001)).

Elytrigia gmelinii (Trin.) Nevski. Гурьевский р-н, окрестности г. Гурьевска, разреженный березняк, скальные выходы, 22.05.2003, В. Берсенева, Ю. Манаков, Д. Чусовлянов, С. Шереметова.

Для Кузнецкой котловины ранее не был отмечен (Определитель..., 2001).

Epilobium roseum Schreb. Кемеровский р-н, окрестности г. Кемерово, берег оз. Суховского, 20.07.2002, О. Барышева, Т. Буко, Е. Кузьмина; там же, увлажненный луг, 05.06.2002, О. Барышева, Т. Буко, Е. Кузьмина.

Для области указывается как редкий вид, ранее отмечался только для юга области (Определитель..., 2001).

Knautia arvensis (L.) Coult. Таштагольский р-н, р. Мрассу, злаково-разнотравный луг, 01.08.2002, Т. Буко, Л. Горшкова; Новокузнецкий р-н, р. Черновой Нарык, разнотравно-злаковый луг, 10.09.2003, С. Шереметова.

Для области указывается как очень редкий вид, конкретных местонахождений в «Определителе...» не приводится.

Новые местонахождения редких видов, внесенных в «Красную книгу Кемеровской области»

«Красная книга Кемеровской области» была издана в 2000 г. под редакцией профессора И. М. Красноборова. В ходе систематических флористических обследований Кемеровской обл. мы постоянно уделяли внимание поиску новых местонахождений видов, которые внесены в региональную Красную книгу. Ниже приводятся выявленные нами новые местонахождения этих видов.

Aconitum pascoi Worosch. Междуреченский р-н, хр. Тегри-Тиши, тундровые участки в истоках ручья Высокогорный, 21.07.2002, О. Барышева, В. Берсенева, Т. Буко, Ю. Манаков.

Внесен в «Красную книгу РСФСР» (1988), относится к категории редких видов, представленных небольшими популяциями. В «Красной книге Кемеровской области» (2000) указывается всего 2 местонахождения: горы Куль-Тайга (Горная Шория) и Большой Каным (Кузнецкий Алатау). Нами приводится новое, более южное местонахождение этого вида для Кузнецкого Алатау.

Adonis vernalis L. Беловский р-н, окрестности с. Беково, каменистая разнотравно-злаковая степь на сопке, 20.05.2003, В. Берсенева, Ю. Манаков, Д. Чусовлянов, С. Шереметова.

В «Красной...» (2000) для Беловского р-на приводится только для окрестностей с. Караканы. Нами собран западнее указанной точки.

A. villosa Ledeb. Беловский р-н, окрестности с. Беково, разнотравно-злаковая степь, 20.05.2003, В. Берсенева, Ю. Манаков, Д. Чусовлянов, С. Шереметова.

В «Красной...» (2000) для области указывается 4 местонахождения (дер. Каменка, с. Красное, г. Прокопьевск, с. Караканы) (Определитель..., 2001).

Allium rubens Schrad. ex Willd. Беловский р-н, Караканский хр., каменистая степь, 18.05.2003, В. Берсенева, Ю. Манаков, Д. Чусовлянов, С. Шереметова; Новокузнецкий р-н, окрестности с. Подкатунь, Подкатунская Грива, скалы, 31.08.2004, Т. Буко, С. Шереметова; Таштагольский р-н, среднее течение р. Мрассу, Карчитские скалы, скальные выходы, 15.07.2003, Т. Буко, Е. Кузьмина.

В «Красной...» (2000) для Таштагольского р-на указывается для окрестностей пос. Усть-Анзас. Нами в этом районе обнаружен южнее. В Беловском и Новокузнецком районах собран впервые.

Dactylorhiza fuchsii (Druce) Soó. Междуреченский р-н, Кузнецкий Алатау, хр. Тегри-Тиши, пойма р. Амзас, лесной луг, 16.07.2002, О. Барышева, В. Берсенева, Т. Буко, Ю. Манаков.

Для Кузнецкого Алатау нами приводится новое, более южное местонахождение этого вида по сравнению с «Красной...» (2000).

D. incarnata (L.) Soó. Мариинский р-н, водораздел рек Тяжин и Ута (в нижнем течении), моховое болото, 16.06.2004, Т. Буко, Д. Чусовлянов; Мариинский р-н, пойма р. Ута, разнотравный луг, 15.06.2004, Т. Буко, Д. Чусовлянов.

Внесен в «Красную...» (2000). Для Мариинского р-на вид в «Красной...» (2000) не указывается.

D. longifolia (L. Neum.). Aver. Мариинский р-н, водораздел рек Тяжин и Ута (в нижнем течении), моховое болото, 16.06.2004, Т. Буко, Д. Чусовлянов; Новокузнецкий р-н, окрестности с. Кузедеево, Кузедеевский липовый остров, сырой разнотравный луг на берегу р. Теш, 28.06.2003, А. Куприянов, Ю. Морсакова, С. Шереметова.

Для Новокузнецкого р-на нами приводится более западное, чем указано в «Красной...» (2000), местонахождение, в Мариинском р-не этот вид собран впервые.

Epherdra monosperma C. A. Mey. Беловский р-н, Байатские сопки, каменистая степь, 09.07.2003, А. Куприянов, Ю. Манаков, Ю. Морсакова.

Для Беловского р-на в «Красной...» (2000) вид не указывается.

Hemerocallis minor Mill. Мариинский р-н, северо-восточная оконечность Арчекасского кряжа, окрестности оз. Кабедат, выходы песчаников, на камнях, 14.06.2004, Т. Буко, Д. Чусовлянов.

В «Красной...» (2000) для Мариинского р-на не указывался.

Hedysarum turczaninovii Peschkova. Беловский р-н, окрестности с. Беково, каменистая степь, 20.05.2003, В. Берсенева, Ю. Манаков, Д. Чусовлянов, С. Шереметова.

В «Красной...» (2000) в Беловском р-не указан только для окрестностей пос. Бачатский, нами собран севернее указанного местонахождения.

Melica altissima L. Новокузнецкий р-н, окрестности с. Подкатунь. Подкатунская Грива, закустаренные курум, 31.08.2004, Т. Буко, С. Шереметова.

Для Новокузнецкого р-на приводится новое, более западное по сравнению с указанным в «Красной...» (2000) местонахождение.

Orchis militaris L. Яшкинский р-н, окрестности дер. Сосновка, осиновый лес, 07.08.2003, Т. Буко, С. Шереметова; Мариинский р-н, пойма р. Ута, разнотравный луг, 15.06.2004, Т. Буко, Д. Чусовлянов.

В «Красной...» (2000) для указанных районов области не отмечен.

Phlox sibirica L. Беловский р-н, окрестности с. Бачаты, каменистая степь, 20.05.2003, В. Берсенева, Ю. Манаков, Д. Чусовлянов, С. Шереметова.

В «Красной...» (2000) указывается только для окрестностей городов Гурьевск и Салаир. Нами приводится более северное местонахождение этого вида.

Pyrola media Sw. Мариинский р-н, водораздел рек Тяжин и Ута (в нижнем течении), моховое болото, 16.06.2004, Т. Буко, Д. Чусовлянов.

В «Красной...» (2000) для Мариинского р-на не указан.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Доронькин В. М. Семейство *Iridaceae* — Касатиковые // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. Т. 4. С. 113—125.

Доронькин В. М. Семейство *Caryophyllaceae* — Гвоздичные // Флора Сибири. Новосибирск, 2003. Т. 14. С. 42—46.

Ковтонюк Н. К. Семейство *Caryophyllaceae* — Гвоздичные. Род *Gastrolychnis* — Гастролихнис // Флора Сибири. Новосибирск, 1993. Т. 6. С. 75—80.

Красная книга Кемеровской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / Под ред. И. М. Красноборова. Кемерово, 2000. 244 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 592 с.

Курбатский В. И. Семейство *Fabaceae* — Бобовые. Род *Lathyrus* — Чина // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. С. 184—191.

Курбатский В. И. Семейство *Fabaceae* — Бобовые. Род *Trifolium* — Клевер // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. С. 199—205.

Определитель растений Кемеровской области / Под ред. И. М. Красноборова. Новосибирск, 2001. 477 с.

Пешкова Г. А. Семейство *Poaceae* — Мятликовые. Род *Hierochloë* — Зубровка // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 114—212.

Пименов М. Г. Семейство *Apiaceae* — Сельдерейные // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 123—194.

Стрельникова Т. О. Конспект флоры Бащелакского хребта // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 2000. Вып. 6. С. 105—142.

Тупицина Н. Н. Семейство *Polygonaceae* — Гречишные. Род *Truellum* — Колючестебельник // Флора Сибири. Новосибирск, 1992. Т. 5. С. 117.

Флора Западной Сибири. Томск, 1933. Вып. 7. С. 1449—1817.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

The data are presented on newly recorded species, as well as on rare and included in the Red Data Book of Kemerovo Region.

УДК 581.9 (571.6) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 12

© В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В БАССЕЙНЕ РЕКИ АМУР

V. M. STARCHENKO, G. F. DARMAN. FLORISTIC FINDINGS IN THE AMUR RIVER BASIN

Амурский ботанический сад — филиал Ботанического сада-института ДВО РАН
675000 Амурская обл., Благовещенск, пер. Рёлочный, 18
Факс (4262) 52-32-53
E-mail: garden@ascnet.ru
Поступила 04.05.2005

Приведены новые данные о распространении 24 таксонов высших сосудистых растений. Впервые отмечены для Амурской обл. в целом 3 вида, для Даурского флористического района — 17, для Нижне-Зейского — 2, для Верхне-Зейского — 1 вид.

Ключевые слова: сосудистые растения, Амурская обл., Даурский, Нижне-Зейский и Верхне-Зейский флористические районы.

Приведенные находки растений были сделаны во время полевого сезона 2004 г., когда авторы работали в бассейне верхнего и среднего течения р. Амур. При подготовке статьи использованы материалы регионального Гербария (VLA), частично — Москвы (MHA) и Санкт-Петербурга (LE). Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995). Виды расположены в целом по системе Энглера, внутри семейств — по алфавиту. Флористические районы Дальнего Востока России (РДВ) приведены по С. С. Харкевичу (Сосудистые..., 1985). При цитировании этикеток фамилии коллекторов указываются только для неавторских сборов. Звездочкой * отмечены виды, занесенные в сводку «Редкие и исчезающие растения Амурской области» (Старченко, Дарман, Шаповал, 1995). Гербарные образцы растений хранятся в Амурском ботаническом саду (г. Благовещенск), дубликаты переданы в Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (LE), частично — в региональный Гербарий (VLA).

Potamogeton octandrus Poir. — Амурская обл., Сковородинский р-н, старичное озеро на левом берегу Амура ~8 км выше устья р. Томачи (левый приток р. Амур в его верхнем течении). 09.08.2004.

Вид с очень широким ареалом, преимущественно в южных широтах, отмеченный для южных флористических районов РДВ (Сосудистые..., 1987). В Амурской обл. растение собиралось в основном в старичных водоемах Амура, Зеи, Буреи на юге Нижне-Зейского флористического района. Нами вид найден на значительном удалении от известных мест сбора на западе Амурской обл. вблизи административной границы с Читинской обл. Вероятно, растение находится на северном пределе распространения, сборы из Забайкалья неизвестны. Появление *Potamogeton octandrus* в месте сбора связано, по-видимому, с проникновением вида из Китая по правобережным притокам Амура. Отсутствие сборов и видимая дизъюнкция могут быть связаны с недостаточной изученностью водоемов долины Верхнего Амура, малыми размерами растения и ограничениями по времени сбора. Вид впервые приводится для Даурского флористического района.

Echinochloa caudata Roshev. — Амурская обл., Сковородинский р-н, остров на р. Амур ~8—9 км выше устья р. Томачи (левый приток р. Амур в его верхнем течении). 09.08.2004.

Восточно-азиатский вид, описанный из поймы Аргуни (Цвелёв, 1976; Флора..., 1990а). Указывается для Бурейского, Амгунского и Уссурийского флористических

районов РДВ (Сосудистые..., 1985). Ближайшее известное местонахождение растения на территории РДВ — окр. с. Садовое (Еврейская автономная область) в пойме среднего Амура (сборы В. М. Старченко). Новое место сбора *Echinochloa caudata* связанно с его распространением по Аргуни и долине верхнего течения Амура. Учитывая находки растения в пределах РДВ и Забайкалья (Сосудистые..., 1985; Флора…, 1990а), можно предположить, что основной ареал вида находится в Китае, и долина Амура в верхнем течении является северо-западной границей вида. Впервые приводится для Даурского флористического района и Амурской обл. в целом.

Festuca extremiorientalis Ohwi. — Амурская обл., Сковородинский р-н, левый берег р. Б. Невер, поворот к реке ~ на 26 км автомобильной дороги Сковородино-Джалинда. 12.08.2004.

Преимущественно восточноазиатский вид, известный из отдельных районов Сибири (Флора..., 1990а). На материковой части РДВ это растение распространено в основном в бассейне Амура: Верхне-Зейский, Нижне-Зейский, включая Амурскую обл., Бурейский и Уссурийский флористические районы (Сосудистые..., 1985). Впервые приводится для Даурского флористического района. Растение собрано в типичном местообитании. Новое местонахождение вида ликвидирует существующий на территории РДВ разрыв между восточным и западным участками ареала.

Elymus dahuricus Turcz. ex Griseb. — Амурская обл., Сковородинский р-н, пос. Албазино, закустаренный берег Амура. 18.08.2004; окр. г. Сковородино, 1.5—2 км на северо-восток, нарушенный луг рядом с железной дорогой. 12.08.2004.

Вид, отмеченный для многих районов Центральной и Восточной Азии, склонный занимать рудеральные местообитания, в том числе за пределами естественного ареала (Цвелёв, 1976). На территории Амурской обл. растение найдено в Нижне-Зейском флористическом районе (Сосудистые..., 1985). Впервые приводится для Даурского флористического района. Наши сборы и сборы А. Е. Кожевникова (VLA) подтверждают достаточно широкое распространение вида на западе Амурской обл. Выявленные местонахождения находятся в непосредственной близости с наиболее восточными местами сбора *Elymus dahuricus* в Забайкалье (Флора..., 1990а).

Carex heterolepis Bunge — Амурская обл., Сковородинский р-н, берег р. Галгакан (левый приток р. Амур в его верхнем течении), ~6 км выше устья. 08.08.2004.

Восточно-азиатский вид, имеющий реликтовые местонахождения в Сибири (Флора..., 1990б; Егорова, 1999). Приводится для Уссурийского флористического района РДВ (Сосудистые..., 1988). На территории Амурской обл. растение впервые было найдено в Даурском флористическом районе (Кожевников, 1993; Кожевников, Кожевникова, 1993). Нами осока собрана в типичном местообитании ~260 км выше устья Кутоманды (Кожевников, 1993: 64) по течению Амура вблизи административной границы Читинской и Амурской областей. Собранные образцы отличаются короткими пестичными колосками и, возможно, близки образцам Г. А. Пешковой из Читинской обл. (Егорова, 1999). Полученные данные показывают, что *Carex heterolepis* встречается в долине Амура в верхнем течении на западе Амурской обл. Интересно отметить, что данный вид — единственный представитель своеобразной секции *Forficulae* Franch. ex Raymond, найденный на территории Амурской обл.

C. uda Maxim. — Амурская обл., Бурейский р-н, в 5—6 км от устья р. Талой (левый приток р. Дикан), смешанный лес с участием ели и пихты. 01.07.2004.

Восточно-азиатский вид, указываемый для Бурейского и Уссурийского флористических районов РДВ (Сосудистые...,1988). Растение ориентировочно было приведено для Амурской обл. (Старченко, 2001), но достоверно найдено в 2002 г. на территории Норского природного заповедника (Близнюк, 2003). Нами *Carex uda* собрана в типичном местообитании, находящемся примерно посередине между находкой Т. Н. Близнюк и сборами в Бурейском флористическом районе (Сосудистые..., 1988). Эти сборы подтверждают наличие вида в Нижне-Зейском флористическом районе.

Cyperus fuscus L. — Амурская обл., Сковородинский р-н, отмель на берегу Амура, ~8 км выше устья р. Томачи (левый приток р. Амур в его верхнем течении). 09.08.2004.

Циркумбореальный вид, указанный только для юга Уссурийского флористического района РДВ (Сосудистые..., 1988). Данные о находке растения в Даурском флористическом районе (урочище Нижнечерпельский кривун) опубликованы позднее (Кожевников, 1993; Кожевников, Кожевникова, 1993). Нами *Cyperus fuscus* собран в типичном местообитании ~230 км выше Нижнечерпельского кривуна по течению Амура, что находится достаточно близко от мест сборов этого растения на крайнем востоке Забайкалья (Флора..., 1990б). Наши сборы подтверждают наличие вида на территории Даурского флористического района и указывают на его достаточно широкое распространение в долине Амура.

Dichostylis limosa (Maxim.) A. E. Kozhevnikov — Амурская обл., Сковородинский р-н, отмель на берегу Амура, ~8 км выше устья р. Томачи (левый приток р. Амур в его верхнем течении). 09.08.2004; отмель на берегу Амура в окр. с. Джалинды. 13.08.2004.

Восточно-азиатский вид, указанный для Бурейского, Амгунского и Уссурийского флористических районов РДВ (Сосудистые..., 1988). Позднее растение было собрано на территории Амурской обл. в пределах Нижне-Зейского флористического района (Старченко, Дарман, 2003). Нами *Dichostylis limosa* впервые приводится для Даурского флористического района, где найден в двух точках долины Амура на расстоянии ~250 км между ними. По-видимому, на этом участке проходят северная и северо-западная границы вида, так как для Читинской обл. и долины Аргуни вид не приводится (Флора..., 1990б).

D. micheliana (L.) Ness. — Амурская обл., Сковородинский р-н, отмель на берегу Амура, ~8 км выше устья р. Томачи (левый приток р. Амур в его верхнем течении). 09.08.2004; отмель на берегу Амура в окр. с. Джалинды. 13.08.2004.

Евразиатский вид, отмеченный на юге РДВ (Сосудистые..., 1988). Позднее растение собрано на западе Амурской обл. (Кожевников, 1993; Кожевников, Кожевникова, 1993). Находки последних лет свидетельствуют, что вид достаточно часто встречается в Нижне-Зейском и Даурском флористических районах и обычно приурочен к долине Амура. Находка *Dichostylis micheliana* вблизи устья р. Томачи территориально близка зафиксированным местам сбора вида в Забайкалье (Флора..., 1990б).

Juncus papillosus Franch. et Savat — Амурская обл., Сковородинский р-н, падь в долине р. Галгакан (левый приток р. Амур в его верхнем течении), 6—8 км выше устья. 08.08.2004.

Восточно-азиатский вид, отмеченный для многих флористических районов юга РДВ (Сосудистые..., 1985). В Амурской обл. растение распространено достаточно

широко, но при определении смешивается с морфологически близкими видами *J. turczaninowii* (Buchenau) Freyn и *J. virens* Buchenau. Впервые достоверно приводится для Даурского флористического района. Учитывая территориальную близость, вполне возможно нахождение вида на востоке Читинской обл.

J. tenuis Willd. — Амурская обл., Сковородинский р-н, ~30 км выше по течению р. Амур с. Игнашино, Вяткинский утес. 08.08.2004; отмель на берегу Амура, ~8 км выше устья р. Томачи (левый приток р. Амур в его верхнем течении). 09.08.2004; пойма р. Амур в окр. пос. Джалинда. 13.08.2004.

Циркумбореальный вид, указанный для Бурейского и Уссурийского флористических районов (Сосудистые..., 1985). Позднее этот вид отмечен для Нижне-Зейского флористического района и Амурской обл. (Флора..., 1998; Старченко, 2001). Впервые приводится для Даурского флористического района. Находки последних лет указывают на достаточно широкое распространение вида на территории Амурской обл. Вероятно, указание вида только для Бурейского и Уссурийского флористических районов РДВ (Сосудистые..., 1985) связано с недостатком фактических данных и неверным определением собранных образцов.

Allium ramosum L. — Амурская обл., Сковородинский р-н, окр. пос. Джалинда, сухой луг в пойме Амура. 13.08.2004; окр. г. Сковородино, 1.5—2 км на северо-восток, нарушенный луг рядом с железной дорогой. 12.08.2004.

Степной вид, отмеченный для многих районов Центральной и Восточной Азии (Флора..., 1987). Приводится для южных флористических районов РДВ (Сосудистые...,1987). Находки последних лет показали, что в Амурской обл. растение распространено довольно широко (Старченко, 1995), хотя указывается только для Нижне-Зейского флористического района. Данный вид из-за его эколого-ценотической приуроченности и высокой пластичности склонен занимать нарушенные территории, поэтому встречается на рудеральных местообитаниях в Нижне-Зейском и Верхне-Зейском флористических районах. Впервые приводится для Даурского флористического района, где собран как в естественных, так и нарушенных местообитаниях.

Ceratophyllum demersum L. — Амурская обл., Сковородинский р-н, старичное озеро на левом берегу Амура, ~8 км выше устья р. Томачи (левый приток р. Амур в его верхнем течении). 09.08.2004.

Водное растение, распространенное во многих районах Земли. Указывается для южных флористических районов РДВ (Сосудистые..., 1987). На территории Амурской обл. вид найден в старичных водоемах Нижне-Зейского флористического района (Старченко, 2001). Впервые приводится для Даурского флористического района, что в определенной степени ликвидирует разрыв между сибирскими и дальневосточными популяциями вида. Малое число известных находок *Ceratophyllum demersum* связано не с общей редкостью вида, а с его слабой собираемостью.

**Anemone sylvestris* L. — Амурская обл., Сковородинский р-н, окр. пос. Джалинда, сухой луг в пойме Амура. 13.08.2004

Евразиатский вид, найденный на РДВ только в Амурской обл. в Нижне-Зейском флористическом районе (Стародубцев, 1991; Сосудистые..., 1995). В последние годы началось активное восстановление популяций вида на брошенных сельскохозяйственных землях Амурской обл. Нами растение собрано в естественном

местообитании рядом с нарушенными участками. Находка достоверно подтверждает наличие *Anemone sylvestris* на территории Даурского флористического района, ликвидируя имеющийся разрыв между сибирскими и дальневосточными популяциями.

Crataegus maximowiczii Schneid. — Амурская обл., Сковородинский р-н, берег р. Галгакан (левый приток р. Амур в его верхнем течении), 4—6 км выше устья. 08.08.2004; берег р. Игнашиха, западнее с. Игнашино. 10.08.2004; пос. Албазино, берег Амура, на территории бывшего Албазинского острога. 15.08.2004.

Восточно-азиатский вид, указанный для южных флористических районов РДВ (Сосудистые..., 1996). На территории Амурской обл. встречается преимущественно по долине Амура и его притоков, что характерно и для приводимых новых местонахождений. Впервые *Crataegus maximowiczii* указывается для Даурского флористического района, что ликвидирует разрыв между сибирскими (Флора..., 1988) и дальневосточными популяциями.

C. pinnatifida Bunge — Амурская обл., Сковородинский р-н, ~ в 10 км ниже пос. Игнашино по течению Амура, на склоне высокого левого берега р. Магдаи, немного выше ее устья. 10.08.2004.

Восточно-азиатский вид, указанный для Нижне-Зейского флористического района (Сосудистые..., 1996). Впервые приводится для территории Даурского флористического района. Растение собрано в естественном местообитании, по-видимому, на западном пределе распространения. Интересно отметить, что на участке Джалинда—Галгакан собрано 4 вида *Crataegus* (*C. dahurica* Koehne et Schneid., *C. maximowiczii*, *C. pinnatifida*, *C. sanguinea* Pall.), и все виды приурочены к долине Амура и его притоков.

Potentilla bifurca L. — Амурская обл., Сковородинский р-н, на территории пос. городского типа Ерофей Павлович. 11.08.2004; г. Сковородино, на железнодорожной насыпи. 12.08.2004.

Заносный вид, указанный для Алданского и Уссурийского флористических районов (Сосудистые..., 1996). Впервые приводится для Даурского флористического района и Амурской обл. в целом.

**Angelica anomala* Ave-Lall. — Амурская обл., Сковородинский р-н, пойменные заросли на берегу р. Большой Ольдой в районе автомобильного моста федеральной дороги Чита — Хабаровск. 11.08.2004; окр. пос. Джалинда, пойменные заросли по берегу Амура. 14.08.2002. Амурская обл., Бурейский р-н, пойменный лес на правом берегу Буреи в окр. с. Бахирево. 06.07.2003; пойменный лес на правом берегу Буреи выше устья р. Иркун. 04.07.2004.

Восточно-азиатский вид со своеобразной экологией, приуроченный к берегам рек, отмеченный для Даурского, Бурейского и Уссурийского флористических районов РДВ (Сосудистые..., 1987). На территории Амурской обл. *Angelica anomala* встречается очень редко — в долине верхнего Амура (Старченко, Дарман, Шаповал, 1995) и Буреи (Старченко, Дарман, Шаповал, 2000).Тщательные поиски этого вида, проведенные в предыдущие годы на территории Амурской обл., не обнаружили верхнеамурской популяции в окр. пос. Игнашино, но позволили выявить бурейскую популяцию в окр. сел Бахирево—Куликовка. Новые находки достоверно подтверждают наличие данного вида в Даурском и Нижне-Зейском флористических районах. Необходимо отметить, что бурейская популяция находится в уязви-

мом положении, так как многие местообитания *Angelica anomala* попадают в зону негативного влияния Бурейского гидроузла (Бурейская..., 2005).

**Gentiana pseudoaquatica* Kusn. — Амурская обл., Сковородинский р-н, пос. городского типа Уруша, нарушенный луг. 07.08.2004; Благовещенский р-н, окр. с. Верхнеблаговещенское, сыроватый луг. 11.08.2004. Е. Пикунов.

Общеазиатский вид (Флора..., 1997), указанный только для Колымского флористического района РДВ (Сосудистые..., 1995). Впервые растение найдено на западе Амурской обл. в 1980 г. (Бойко, Старченко, 1982). Позднее этот вид неоднократно собирался на территории Даурского флористического района. Впервые *Gentiana pseudoaquatica* приводится для Нижне-Зейского флористического района.

G. squarrosa Ledeb. — Амурская обл., Сковородинский р-н, ~8 км выше устья р. Томачи (левый приток р. Амур в его верхнем течении), разнотравный луг на высоком берегу Амура. 09.08.2004; пос. Джалинда. 14.08.2004.

Вид, распространенный в Центральной и Восточной Азии. На территории РДВ встречается преимущественно в бассейне Амура. Ориентировочно указывается для Даурского флористического района (Сосудистые..., 1995), но в Гербариях (MHA, LE, VLA) сборы *Gentiana squarrosa* с этой территории не выявлены. Наши находки достоверно подтверждают наличие этого вида в Даурском флористическом районе, ликвидируя существующий разрыв между сибирским (Флора..., 1997) и дальневосточным участками ареала. Вероятно, отсутствие сборов объясняется малыми размерами растения.

Nepeta sibirica L. — Амурская обл., Сковородинский р-н, пос. городского типа Ерофей Павлович. 07.08.2004.

Адвентивный вид, используемый в культуре. На РДВ известно единственное место сбора *Nepeta sibirica*: с. Нелькан в Алданском флористическом районе (Сосудистые..., 1995). Наш образец собран в поселке, вероятно, как одичавший из культуры, определен Н. С. Пробатовой и находится в Региональном Гербарии (VLA). Данный вид впервые приводится для Даурского флористического района и Амурской обл. в целом.

Aster maackii Regel — Амурская обл., Сковородинский р-н, окр. пос. Джалинда, сухой луг в пойме Амура. 13.08.2004; Зейский р-н, правый берег р. Гилюй в пределах Зейского государственного природного заповедника, коса из галечника. 15.08.2004. Шалыгин В. В.

Восточно-азиатский вид, распространенный на юге РДВ (Сосудистые...,1992). В Амурской обл. чаще всего встречается на территории Нижне-Зейского флористического района. Впервые приводится для Даурского и Верхне-Зейского флористических районов, где находится на западном и северном пределах распространения соответственно.

Taraxacum macilentum Dahlst. — Амурская обл., Бурейский р-н, правый берег Буреи, ниже устья р. Иркун ~1.5 км, на каменистых береговых выступах. 04.07.2004. Определен В. Ю. Баркаловым.

Циркумполярный вид, обычный для Арктики, южнее встречающийся как высокогорный (Сосудистые..., 1992; Шлотгауэр, Крюкова, Антонова, 2001). Ранее указывался для флоры Амурской обл. (Старченко, 2001), для Нижне-Зейского флористического района приводится впервые. По-видимому, *Taraxacum macilentum*

спустился вниз по водотокам высокогорий в долину Буреи, как *Dendranthema mongolicum* (Ling) Tzvel. и некоторые другие высокогорные виды (Старченко, 1995). Учитывая систематическую и географическую близость, можно предположить, что данный вид явился исходной формой для узколокального бурейского эндема *Taraxacum lineare* Worosch. et Schaga.

Xanthium strumarium L. — Амурская обл., Сковородинский р-н, пос. Игнашино. 10.08.2004.

Адвентивный вид, указанный для Уссурийского флористического района (Сосудистые..., 1992), позднее найденный в Бурейском флористическом районе (VLA). Впервые отмечен для Амурской обл. (Нижне-Зейский флористический район) в 2003 г. (Кудрин, 2004). Для Даурского флористического района приводится впервые. Наблюдения последних лет показывают, что наблюдается экспансия *Xanthium strumarium* на юге РДВ.

Благодарности

Авторы благодарны В. Ю. Баркалову, А. Е. Кожевникову, Н. С. Пробатовой, В. В. Якубову за ценные консультации по отдельным видам растений, В. Шалыгину и Е. Пикунову за предоставленные материалы. Полевые исследования проведены в рамках программы ДВО РАН «Комплексные экспедиционные исследования природной среды бассейна р. Амур в 2004 г.», частично — при работе над договором «Научный социально-экологический мониторинг зоны влияния Бурейского гидроузла».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Близнюк Т. Н. Новые виды сосудистых растений для Норского государственного природного заповедника (Амурская область) // Бот. журн. 2003. Т. 88. С. 128—135.

Бойко Э. В., Старченко В. М. Флористические находки в бассейне р. Амур // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1301—1305.

Бурейская ГЭС: зона высокого напряжения / Под ред. С. А. Подольского. М., 2005. 79 с.

Егорова Т. В. Осоки России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.; Сент-Луис, 1999. 772 с.

Кожевников А. Е. Флористические особенности западной части Амурской области // Комаровские чтения. Владивосток, 1993. Вып. 38. С. 37—91.

Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. Состояние и задачи сохранения биологического разнообразия сосудистых растений Амурской области // Комаровские чтения. Владивосток, 1993. Вып. 42. С. 30—68.

Кудрин С. Г. Новые для флоры Хинганского заповедника виды сосудистых растений // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 1. С. 128—131.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л. (СПб.), 1985. Т. 1. 399 с.; 1987. Т. 2. 446 с.; 1988. Т. 3. 421 с.; 1992. Т. 6. 427 с.; 1995. Т. 7. 393 с.; 1996. Т. 8. 383 с.

Стародубцев В. М. Ветреницы: систематика и эволюция. Л., 1990. 200 с.

Старченко В. М. Конспект флоры Амурской области // Комаровские чтения. Владивосток, 2001. Вып. 48. С. 5—54.

Старченко В. М. Флористические находки в бассейне реки Амур // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 103—110.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф. Флористические находки в в бассейне реки Амур // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 9. С. 144—150.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф., Шаповал И. И. Редкие и исчезающие растения Амурской области. Благовещенск, 1995. 460 с.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф., Шаповал И. И. Редкие растения юга Амурской области. Благовещенск, 2000. 127 с.

Флора Сибири. Новосибирск, 1990а. Т. 2. *Poaceae.* 361 с.; 1990б. Т. 3. *Cyperaceae.* 280 с.; 1987. Т. 4. *Araceae-Orchidaceae.* 247 с.; 1988. Т. 8. *Rosaceae.* 198 с.; 1997. Т. 11. *Pyrolaceae-Lamiaceae.* 296 с.

Флора и растительность Хинганского заповедника (Амурская область). Владивосток, 1998. 224 с.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шлотгауэр С. Д., Крюкова М. В., Антонова Л. А. Сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Владивосток; Хабаровск, 2001. 195 с.

SUMMARY

New data on distribution of 24 taxa of higher vascular plants in the Amur basin are given. 3 species were found for the first time in Amur Region, 17 species in the Dahurian floristic region, 2 species in the Lower Zeya floristic region, 1 species in the Upper Zeya floristic region.

КОЛЛЕКЦИИ

УДК 579 : 58

© И. А. Губанов, Т. В. Багдасарова, С. А. Баландин, Т. П. Баландина, Д. А. Петелин, В. Н. Павлов, Е. А. Игнатова, А. П. Серегин, О. В. Чередниченко, Н. К. Шведчикова

ОСНОВНЫЕ ИТОГИ ИНВЕНТАРИЗАЦИИ ФОНДОВ ГЕРБАРИЯ им. Д. П. СЫРЕЙЩИКОВА МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА (MW)

I. A. GUBANOV, T. V. BAGDASAROVA, S. A. BALANDIN, T. P. BALANDINA, D. A. PETELIN, V. N. PAVLOV, O. V. CHEREDNICHENKO, E. A. IGNATOVA, A. P. SEREGIN, N. K. SHVEDTCHIKOVA. BASIC RESULTS OF DATABASING THE D. P. SYREISCZIKOW HERBARIUM OF THE MOSCOW STATE UNIVERSITY (MW)

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, биологический факультет
119992 Москва, ГСП-2, Ленинские горы
Тел./Факс +7 (095) 939-2777
E-mail: balandin@herba.msu.ru
Поступила 26.05.2005

Завершена инвентаризация фондов Гербария им. Д. П. Сырейщикова Московского университета (MW) — второго по величине гербария России. Представлены основные результаты инвентаризации на 1 февраля 2005 г. Гербарий сосудистых растений насчитывает 731 399 листов, гербарий мохообразных — 43 759 образцов. С учетом коллекции аутентичных образцов и именных коллекций объем основных фондов Гербария превышает 830 000 образцов. Дана схема районирования, принятого в Гербарии. Приведено распределение фондов по районам, по ведущим семействам и родам. За 30 лет объем Гербария увеличился на 308 000 листов (270 000 листов сосудистых растений, 38 000 образцов мохообразных).

Ключевые слова: Гербарий Московского университета (MW), гербарное дело, инвентаризация, базы данных.

В 1992 г., с появлением в Гербарии МГУ компьютерной техники, по инициативе С. А. Баландина, И. А. Губанова и Д. А. Петелина и по проекту, разработанному ими, была начата полномасштабная инвентаризация гербарных фондов сосудистых растений с созданием компьютерной базы данных (Губанов и др., 1994; Баландин, Петелин, 1995; Баландин, 2004). Эта трудоемкая 13-летняя работа, промежуточные результаты которой периодически публиковались (Губанов и др., 1994, 1995, 1996, 1997, 1998), была завершена в январе 2005 г., в дни празднования 250-летия Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Работа коллектива Гербария распределялась следующим образом: непосредственный подсчет образцов проводился кураторами отделов: Восточной Европы — Т. В. Багдасаровой; Крыма и Кавказа — Н. К. Шведчиковой; Сибири и Дальнего Востока — Д. А. Петелиным, а с 2002 г. — О. В. Чередниченко; Средней Азии, Монголии, ботанических садов и дендрариев — Т. П. Баландиной; зарубежного гербария — И. А. Губановым и Д. А. Петелиным, а с 2004 г. — А. П. Серегиным. Внесение сведений в базу данных (СУБД *Paradox*) и поддержание ее в актуальном состоянии осуществлялось С. А. Баландиным, И. А. Губановым, О. В. Чередниченко,

А. П. Серегиным при участии кураторов отделов. Отдельная база данных по гербарию мохообразных была создана Е. А. Игнатовой также в среде СУБД *Paradox*. Подсчет итоговых статистических данных по созданной СУБД проводился А. П. Серегиным (сосудистые растения) и Е. А. Игнатовой (мохообразные).

В последние десятилетия структура Гербария подверглась некоторым изменениям. Был выделен отдел Монголии, затем — отдел Крыма, а в начале работ по инвентаризации фондов гербария была проведена корректировка районирования в некоторых отделах. Современное подразделение гербария на отделы выглядит следующим образом:[1] 1) Восточная Европа; 2) Крым [14: KRY]; 3) Кавказ; 4) Сибирь и Дальний Восток; 5) Монголия [37]; 6) Средняя Азия и Казахстан; 7) Западная и Центральная Европа [10, 11, 12, 13]; 8) Зарубежная Азия (без Монголии) [34, 35, 36, 38, 40]; 9) Африка [2]; 10) Северная и Южная Америка [7, 8]; 11) Австралия и Новая Зеландия [5]; 12) Океания [6]; 13) Субантарктика [9]; 14) ботанические сады и дендрарии; 15) гербарий мохообразных. В пяти отделах (1, 3, 4, 6 и 15) выделены районы, приведенные ниже.

Восточная Европа: 0) Восточная Европа (без точных местонахождений); ***1) Северный район*** (республики Карелия и Коми, Мурманская, Архангельская и Вологодская области) [14: RUN]; ***2) Северо-Западный район*** (Калининградская, Ленинградская, Псковская, Новгородская и Тверская области, г. Санкт-Петербург) [14: RUW, RUC p. p., BLT-KA]; ***2а) Латвия*** [14: BLT-LA]; ***2b) Литва*** [14: BLT-LI]; ***2с) Эстония*** [14: BLT-ES]; ***3) Западный район*** (Смоленская и Брянская области) [14: RUC p. p.]; ***3а) Белоруссия*** [14: BLR]; ***4) Центральный район*** (Калужская, Тульская, Рязанская и Владимирская области) [14: RUC p. p.]; ***4а) Московская область*** (в том числе г. Москва) [14: RUC p. p.]; ***5) Центральный лесной район*** (Ярославская, Ивановская и Костромская области) [14: RUC p. p.]; ***6) Центральный лесостепной район*** (Курская, Белгородская, Орловская, Липецкая, Воронежская и Тамбовская области) [14: RUC p. p.]; ***7) Волжско-Камский район*** (Республика Удмуртия, Нижегородская и Кировская области) [14: RUC p. p., RUE p. p.]; ***8) Средне-Волжский район*** (Республики Мордовия, Чувашия, Марий Эл и Татарстан, Пензенская, Ульяновская и Самарская области) [14: RU p. p., RUE p. p.]; ***9) Нижне-Волжский район*** (Республика Калмыкия, Саратовская, Волгоградская и Астраханская области) [14: RUS p. max. p.]; ***10) Восточный район*** (Республика Башкирия, Пермский край, Оренбургская область, европейская часть Свердловской и Челябинской областей) [14: RUE p. p.]; ***11) Северо-Украинский район*** (Волынская, Ровенская, Житомирская, Киевская, Черкасская, Черниговская, Сумская, Полтавская, Харьковская и Луганская области Украины) [14: UKR-UK p. p.]; ***12) Южно-Украинский район*** (Тернопольская, Хмельницкая, Винницкая, Одесская, Кировоградская, Николаевская, Херсонская, Днепропетровская, Запорожская и Донецкая области Украины) [14: UKR-UK p. p.]; ***12а) Ростовская область*** [14: RUS p. p.]; ***13) Западно-Украинский район*** (Черновицкая, Ивано-Франковская, Львовская и Тернопольская области Украины) [14: UKR-UK p. p.]; ***13а) Молдавия*** [14: UKR-MO].

Кавказ: 0) Кавказ (без точных местонахождений); ***1) Северный Кавказ*** (Краснодарский и Ставропольский края, республики Адыгея, Карачаево-Черкессия, Кабардино-Балкария, Северная Осетия-Алания, Ингушетия и Чечня) [33: NCS-KR

---

[1] Международная рабочая группа по ботанико-таксономическим базам данных (International Working Group on Taxonomical Databases for Plant Sciences — TDWG) рекомендует пользоваться при создании подобного рода баз данных схемой специально разработанного для этой цели районирования Земного шара (Hollis, Brummitt, 1992). Цифровые и буквенные кодовые обозначения районов этой схемы приводятся в квадратных скобках после характеристик районов, принятых в Гербарии МГУ.

p. max. p.]; ***2) Дагестан*** [33: NCS-DA]; ***3) Черноморское побережье России*** (от Новороссийска до Адлера) [33: NCS-KR, p. p.]; ***4) Грузия*** [33: TCS-AB, TCS-AD, TCS-GR]; ***5) Армения*** [33: TCS-AR]; ***6) Азербайджан*** [33: TCS-AZ, TCS-NA, TCS-NK]; ***7) Турецкий Кавказ.***

Сибирь и Дальний Восток: 0) Сибирь и Дальний Восток (без точных местонахождений); ***1) Западная Сибирь*** (Курганская, Тюменская, Омская, Томская и Новосибирская области, Свердловская и Челябинская области без западных районов) [30: WSB p. max. p]; ***2) Алтай и Саяны*** (Алтайский край, Кемеровская обл., республики Тыва, Алтай и Хакасия, южные районы Красноярского края) [30: ALT, TVA, WSB p. min. p.]; ***2а) Восточно-Казахстанская область*** [30: WSB p. min. p.]; ***3) Центральная Сибирь*** (Красноярский край без южных районов) [30: KRA]; ***4) Прибайкалье и Забайкалье*** (Иркутская и Читинская области, Республика Бурятия) [30: BRY, CTA, IRK]; ***5) Якутия*** [30: YAK]; ***6) Дальний Восток*** (Хабаровский и Приморский края, Амурская и Сахалинская области, Еврейская автономная область) [31· AMU, KHA, KUR, PRM, SAK]; ***7) Северо-Восток*** (Магаданская и Камчатская области, Чукотский и Корякский автономные округа) [31: KAM, MAG].

Средняя Азия и Казахстан: 0) Средняя Азия и Казахстан (без точных местонахождений); ***1) Копетдаг, Бадхыз, Малый и Большой Балхан*** [32: TKM p. p.]; ***2) Памир и Памиро-Алтай*** [32: KGZ p. p., TZK, UZB p. p.]; ***3) Западный Тянь-Шань и Каратау*** [32: KAZ p. p., KGZ p. p., UZB p. p., TZK p. p.]; ***4) Северный и Центральный Тянь-Шань*** [32: KAZ p. p., KGZ p. p.]; ***5) Джунгарский Алатау и Тарбагатай*** [32: KAZ p. p.]; ***6) Каракумы*** [32: TKM p. p.]; ***7) Сырдарьинские пустыни и Кызылкумы*** [32: KAZ p. p., UZB p. p.]; ***8) Прикаспийский Устюрт и Северное Приаралье*** [14: RUS p. p.; 32: KAZ p. p.]; ***9) Муюнкумы, Прибалхашье и Бетпак-Дала*** [32: KAZ p. p.]; ***10) Северный и Центральный Казахстан*** [32: KAZ p. p.].

В гербарии мохообразных принято иное районирование: 0) без точного указания местонахождения; 1) Калининградская обл., Латвия, Литва, Эстония; 2) Белоруссия; 3) Украина, Молдавия; 4) Республика Карелия, Ленинградская и Мурманская области; 5) Новгородская и Псковская области; 6) Тверская, Ярославская, Владимирская, Ивановская, Нижегородская, Костромская, Рязанская, Тульская, Калужская, Смоленская и Брянская области; 6а) Московская обл.; 7) Архангельская и Вологодская области, Республика Коми; 8) Пермский край, Свердловская и Кировская области, Республика Удмуртия; 9) республики Мордовия, Татарстан, Марий Эл и Чувашия, Пензенская, Ульяновская, Саратовская и Самарская области; 10) Орловская, Липецкая, Курская, Белгородская, Воронежская и Тамбовская области; 11) Волгоградская, Ростовская и Астраханская области, Республика Калмыкия; 12) Краснодарский и Ставропольский края, республики Адыгея, Карачаево-Черкессия, Кабардино-Балкария, Северная Осетия, Ингушетия, Чечня и Дагестан; 13) Грузия, Армения, Азербайджан; 14) Республика Башкирия, Челябинская и Оренбургская области; 15) Алтайский край, Республика Горный Алтай, Новосибирская, Кемеровская, Томская, Омская, Курганская и Тюменская области; 16) Средняя Азия и Казахстан; 17) Красноярский край, республики Тыва и Хакасия; 18) Читинская и Иркутская области, Республика Бурятия; 19) Якутия; 20) Хабаровский и Приморский края, Амурская и Сахалинская области, Еврейская автономная область; 21) Магаданская и Камчатская области, Чукотский автономный округ. Основу этого отдела Гербария составила коллекция кафедры высших растений МГУ объемом около 5 тыс. образцов, приведенная в порядок Н. В. Самсель. В 1990-е годы кураторами отдела Е. А. Игнатовой и доцентом кафедры высших растений В. Р. Филиным в него были включены коллекции, переданные из Института торфа, содержавшие не только болотные мхи, но и другие сборы многочис-

ленных экспедиций института, в том числе в труднодоступные районы бывшего СССР. Сейчас в гербарии мохообразных включение новых материалов производится выборочно из-за отсутствия места для роста коллекции.

Созданные компьютерные базы данных позволяют производить расчеты статистической информации о фондах Гербария МГУ по географическим и таксономическим показателям. Географическая представленность фондов сосудистых растений и мохообразных Гербария показана в табл. 1 и 2 соответственно. В фондах Гербария сосредоточены крупнейшие коллекции сосудистых растений по флоре Средней России (особенно по Московской, Владимирской, Рязанской, Липецкой областям, Республике Мордовия), обширные материалы по флорам Крыма, Северного Кавказа, Алтая и Саян, Монголии, Западного Тянь-Шаня. Довольно полно представлен зарубежный гербарий. Естественно, что крупнейшими отделами гер-

ТАБЛИЦА 1

Распределение фондов сосудистых растений Гербария Московского университета по отделам и районам

Отделы, районы	Объем, листов	Объем от общего количества листов в отделе, %	Объем от общего количества листов в гербарии, %
Восточная Европа	**301041**		**41.16**
Восточная Европа (неопределенное)	6811	2.26	0.93
Северный район	22258	7.39	3.04
Северо-Западный район	10288	3.42	1.41
Латвия	2800	0.93	0.38
Литва	560	0.19	0.08
Эстония	1335	0.44	0.18
Западный район	4488	1.49	0.61
Белоруссия	3654	1.21	0.50
Центральный район	34716	11.53	4.75
Московская область	67338	22.37	9.21
Центральный Лесной район	13685	4.55	1.87
Центральный Лесостепной район	37767	12.55	5.16
Волжско-Камский район	11015	3.66	1.51
Средне-Волжский район	14870	4.94	2.03
Нижне-Волжский район	17734	5.89	2.42
Восточный район	18510	6.15	2.53
Северная Украина	11571	3.84	1.58
Южная Украина	8664	2.88	1.18
Ростовская область	5205	1.73	0.71
Западная Украина	4614	1.53	0.63
Молдавия	3158	1.05	0.43
Крым	**28203**		**3.86**
Кавказ	**77905**		**10.65**
Кавказ (неопределенное)	2837	3.64	0.39
Северный Кавказ	27973	35.91	3.82
Дагестан	4704	6.04	0.64
Черноморское побережье	4760	6.11	0.65
Грузия	14587	18.72	1.99
Армения	9641	12.38	1.32
Азербайджан	13004	16.69	1.78
Турецкий Кавказ	399	0.51	0.05

Отделы, районы	Объем, листов	Объем от общего количества листов в отделе, %	Объем от общего количества листов в гербарии, %
Сибирь и Дальний Восток	**136476**		**18.66**
Сибирь (неопределенное)	673	0.49	0.09
Западная Сибирь	13136	9.63	1.80
Алтай и Саяны	28062	20.56	3.84
Западный Алтай	2779	2.04	0.38
Центральная Сибирь	11961	8.76	1.64
Прибайкалье и Забайкалье	17991	13.18	2.46
Якутия	13546	9.93	1.85
Дальний Восток	26144	19.16	3.57
Северо-Восток	22184	16.25	3.03
Монголия	**26906**		**3.68**
Средняя Азия и Казахстан	**88772**		**12.14**
Средняя Азия и Казахстан (неопределенное)	4727	5.32	0.65
Копетдаг, Бадхыз, Малый и Большой Балхан	4438	5.00	0.61
Памир и Памиро-Алай	13921	15.68	1.90
Западный Тянь-Шань и Каратау	19897	22.41	2.72
Северный и Центральный Тянь-Шань	11240	12.66	1.54
Джунгарский Алатау и Тарбагатай	5870	6.61	0.80
Каракумы	3550	4.00	0.49
Сырдарьинские пустыни и Кызылкумы	5205	5.86	0.71
Прикаспийский Устюрт и Северное Приаралье	5051	5.69	0.69
Муюнкумы, Прибалхашье и Бетпак-Дала	8583	9.67	1.17
Северный и Центральный Казахстан	6290	7.09	0.86
Западная и Центральная Европа	**38258**		**5.23**
Зарубежная Азия	**14924**		**2.04**
Африка	**4954**		**0.68**
Америка	**10207**		**1.40**
Австралия и Новая Зеландия	**1803**		**0.25**
Океания	**650**		**0.09**
Субантарктика	**34**		**0.00**
Ботанические сады и дендрарии	**1266**		**0.17**
Итого	**731399**		
Итого по России	**435819**		**59.59**
Итого по ближнему зарубежью	**196179**		**26.82**
Итого по дальнему зарубежью	**98135**		**13.42**

бария сосудистых растений являются отделы Восточной Европы, Сибири и Дальнего Востока, Средней Азии и Казахстана, Кавказа.

На 1 февраля 2005 г. коллекции сосудистых растений насчитывают 731 399 листов, представляющих более чем 33 800 видов, относящихся к 4870 родам из подавляющего большинства семейств мировой флоры. По сравнению с данными начала 1970-х годов (Павлов и др., 1978) коллекции Гербария МГУ увеличились за 30 лет более чем на 270 тыс. листов: отдел Восточной Европы (с Крымом) вырос на 140 тыс. листов, Кавказа — на 30 тыс. листов, Сибири и Дальнего Востока — на 36 тыс. листов, Средней Азии и Казахстана — на 14 тыс. листов, зарубежные коллекции — в общей сложности на 50 тыс. листов.

Семейства и рода сосудистых растений, содержащие наибольшее количество листов, представлены в табл. 3 и 4 соответственно. Интересно, что 10 веду-

ТАБЛИЦА 2

Распределение фондов мохообразных Гербария Московского университета по районам

Районы	Объем, образцов			Объем от общего количества образцов в отделе, %
	листостебельные	печеночники	всего	
Без точного указания местонахождения	749	64	813	1.86
Восточная Европа	**21729**	**1045**	**22774**	**52.04**
Прибалтика	186	6	192	0.44
Белоруссия	215	3	218	0.50
Украина (в т. ч. Крым) и Молдавия	592	15	607	1.39
Карелия, Ленинградская и Мурманская области	2286	397	2683	6.13
Новгородская и Псковская области	148	2	150	0.34
Центральное Нечерноземье	5790	310	6100	13.94
Московская область	4211	145	4356	9.95
Европейский Северо-Восток	2615	33	2648	6.05
Средний Урал, Кировская область, Удмуртия	4102	102	4204	9.61
Среднее Поволжье	487	7	494	1.13
Центральное Черноземье	789	12	801	1.83
Нижний Дон и Нижняя Волга	66	0	66	0.15
Южный Урал	834	28	862	1.97
Кавказ	**3913**	**179**	**4092**	**9.35**
Северный Кавказ	3159	161	3320	7.59
Закавказье	754	18	772	1.76
Сибирь и Дальний Восток	**7785**	**369**	**8154**	**18.63**
Западная Сибирь и Алтай	2016	48	2064	4.72
Центральная Сибирь	2066	71	2137	4.88
Прибайкалье и Забайкалье	424	35	459	1.05
Якутия	625	21	646	1.48
Дальний Восток	1826	139	1964	4.49
Чукотка и Камчатка	828	55	883	2.02
Средняя Азия и Казахстан	**222**	**4**	**226**	**0.52**
Дальнее Зарубежье	**6530**	**554**	**7084**	**16.19**
Итого	**41520**	**2239**	**43759**	
Итого по России	**32272**	**1575**	**33847**	**77.35**
Итого по ближнему зарубежью	**1969**	**46**	**2015**	**4.60**

щих семейств охватывают более 56 % объема коллекций Гербария, а 20 ведущих семейств — более 71 %. Значительное количество листов по отдельным семействам и родам отчасти отражает таксономическую специализацию система- тиков, чья научная деятельность связана с Московским университетом и чьи сборы хранятся в Гербарии МГУ. Это П. А. Смирнов (*Stipa* и др. *Gramineae*), М. И. Назаров (*Salix*), Е. Б. Алексеев (*Festuca*), В. Н. Тихомиров (*Alchemilla*), М. Г. Пименов и Е. В. Клюйков (*Umbelliferae*), Ю. Е. Алексеев (*Carex*), В. С. Новиков (*Juncus*), А. П. Сухоруков (*Chenopodiaceae*) и многие другие. При средней представленности одного рода 150 гербарными листами в пределах 20 ведущих родов (которые, кстати, охватывают почти 23 % объема коллекций Гербария) в коллекциях Гербария этот показатель лежит в диапазоне от 28 528 до 4876 листов.

Таким образом, являясь по общему объему фондов второй коллекцией в России, Гербарий им. Д. П. Сырейщикова является самым интенсивно растущим российским гербарием. За последнее десятилетие его фонды пополняются в среднем

ТАБЛИЦА 3

Распределение фондов сосудистых растений Гербария Московского университета по 20 ведущим семействам

Семейство	Количество листов	Семейство	Количество листов
Asteraceae	77314	*Salicaceae*	20097
Poaceae	74456	*Boraginaceae*	13261
Fabaceae	47148	*Polygonaceae*	12774
Cyperaceae	37009	*Chenopodiaceae*	12474
Rosaceae	36019	*Rubiaceae*	9756
Apiaceae	30439	*Orchidaceae*	8456
Caryophyllaceae	29562	*Juncaceae*	7970
Lamiaceae	28590	*Campanulaceae*	7925
Brassicaceae	27823	*Violaceae*	7178
Ranunculaceae	27594	*Primulaceae*	6832

на 10 тыс. образцов ежегодно, при этом частично удается монтировать и вкладывать неразобранные коллекции 1930—1980 гг.

В гербарии мохообразных хорошо представлены Средняя Россия (Московская, Рязанская, Владимирская, Калужская, Тверская области), север Европейской России (Беломорская биологическая станция в Карелии, Мурманская и Архангельская области), а также сборы из Краснодарского края и Карачаево-Черкессии. По другим регионам полные коллекции имеются из различных заповедников: Басеги, Вишерский (Пермская обл.), Буреинский (Хабаровский край) и Зейский (Амурская обл.). Благодаря эксикатам Эрнста Бауэра (E. Bauer) хорошо представлены мохообразные Западной Европы. Коллекции мохообразных представлены в настоящее время 43 759 образцами, представляющими 1422 вида, относящихся к 428 родам почти из всех семейств умеренных широт. Фонды этого отдела Гербария за означенный период выросли примерно в 10 раз. В табл. 5 представлены данные по числу образцов в ведущих родах мохообразных.

Установлены самые часто собираемые виды, представленные в Гербарии максимальным количеством образцов. Среди сосудистых растений это в основном широко распространенные виды злаков и ив, а также некоторые луговые травы:

ТАБЛИЦА 4

Распределение фондов сосудистых растений Гербария Московского университета по 20 ведущим родам

Род	Количество листов	Род	Количество листов
Carex	28528	*Artemisia*	6539
Salix	18575	*Campanula*	6026
Astragalus	9970	*Hieracium* s. l.	5902
Potentilla	9354	*Allium*	5692
Poa	8692	*Vicia*	5505
Galium	7286	*Stipa*	5478
Viola	7160	*Juncus*	5200
Ranunculus s. str.	7114	*Silene*	4994
Festuca	6907	*Centaurea*	4876
Veronica	6878	*Lathyrus*	4800

Примечание. С учетом именной коллекции В. Н. Тихомирова «Herbarium Alchemillarum», хранящейся отдельно и насчитывающей около 4000 образцов, в Гербарии также хранится около 6700 образцов рода *Alchemilla*.

ТАБЛИЦА 5

Распределение фондов мохообразных Гербария Московского университета по 20 ведущим родам

Род	Количество образцов	Род	Количество образцов
Sphagnum	6171	*Hypnum*	775
Dicranum	2403	*Aulacomnium*	699
Brachythecium s. l.	2169	*Warnstorfia*	559
Polytrichum	1719	*Rhytidiadelphus*	510
Calliergon	1292	*Sanionia*	493
Bryum	1276	*Campylium* s. l.	482
Pohlia	1002	*Eurhynchium* s. l.	460
Plagiomnium	998	*Drepanocladus* s. str.	449
Grimmia	994	*Tortula*	433
Racomitrium	915	*Pleurozium*	416

Poa pratensis L. (1177 листов), *Festuca rubra* L. (1035), *Elytrigia repens* (L.) Nevski (1023), *Festuca valesiaca* Gaud. (994), *Salix caprea* L. (979), *S. cinerea* L. (973), *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth (970), *Koeleria cristata* (L.) Pers. (945), *Vicia cracca* L. (912), *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. (875), *Galium verum* L. (863), *G. boreale* L. (843), *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub (842), *Thalictrum minus* L. (841), *Festuca ovina* L. (818), *Salix myrsinifolia* Salisb. (799), *S. aurita* L. (797), *Stipa capillata* L. (767), *Equisetum arvense* L. (758), *Salix rosmarinifolia* L. (755). При этом в Гербарии один вид в среднем представлен 21 гербарным листом.

Ведущими видами коллекции мохообразных являются широко распространенные болотные и лесные виды: *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. (503 образца), *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske (489), *Sphagnum girgensohnii* Russ. (466), *Dicranum scoparium* Hedw. (454), *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. (416), *Brachythecium salebrosum* (Web. et Mohr.) B. S. G. (413), *Sphagnum magellanicum* Brid. (399), *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. (398), *Sphagnum capillifolium* (L.) Hedw. (396), *Polytrichum commune* Hedw. (374), *Sphagnum warnstorfii* Russ. (362), *Polytrichum juniperium* Hedw. (356), *Sphagnum squarrosum* Crome (329), *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. (323), *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. (320), *Clemacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr. (319), *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. (316), *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. (311), *Polytrichum strictum* Brid. (301), *Sphagnum fallax* (Klinggr.) Klinggr. (291). Около 300 видов мохообразных представлены единственными образцами.

Как было отмечено, за 30 лет фонды Гербария увеличились в 1.5 раза и сейчас объем основных фондов Гербария им. Д. П. Сырейщикова Московского университета (MW) превышает 830 000 образцов — с учетом гербария аутентичных образцов (свыше 4000 листов — Губанов, 2002), именных классических коллекций (около 56 000 листов — Караваев, 1957, 1983; Митрофанова, 1959; Караваев, Барсукова, 1968; Губанов, Баландина, 2000; Соколов и др., 2001; Balandin, Gubanov et al., 2001; Sokoloff et al., 2002; Баландин, Губанов и др., 2003; Баландина и др., 2003; Balandin, 2002a, b, 2003, 2004a, b и др.) и отдельно хранящегося гербария манжеток (*Alchemilla*), созданного В. Н. Тихомировым (более 4000 листов). При существующих темпах роста в ближайшие 15 лет основные фонды Гербария смогут пополниться миллионным образцом. Однако этому существенно мешает переполненность существующего хранилища и отсутствие помещений для размещения новых шкафов. Гербарий занимает те же площади, что и после переезда в новое здание на Ленинских Горах в 1953 г., в то время как объем фондов вырос почти в 2 раза.

Более подробные сведения о результатах инвентаризации фондов Гербария им. Д. П. Сырейщикова, в том числе полный вариант базы данных, заинтересованный читатель может найти в Интернете на сайте «HERBA: Ботанический сервер Московского университета» (http://www.herba.msu.ru).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баландин С. А. Гербарий Московского университета за последнюю четверть века (в контексте мировых традиций и тенденций развития гербарного дела) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2004. Т. 109. Вып. 6. С. 73—81.

Баландин С. А., Губанов И. А., Джарвис Ч. Э. и др. Растения из коллекции Карла Линнея в Гербарии Московского университета: история и научное значение. М., 2003. 128 с.

Баландин С. А., Петелин Д. А. Создание базы данных по коллекциям Гербария Московского университета (MW) // Второе совещание «Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях» (С.-Петербург, 17—19 апреля 1995 г.): Тез. докл. СПб., 1995.

Баландина Т. П., Губанов И. А., Баландин С. А. Коллекция К. Триниуса в Гербарии Московского университета (MW) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108. Вып. 5. С. 93—99.

Губанов И. А. Каталог типовых образцов сосудистых растений Гербария Московского университета (MW) / Под ред. В. Н. Павлова. 2-е изд. М., 2002. 213 с.

Губанов И. А., Баландин С. А., Петелин Д. А. и др. Коллекции Гербария Московского университета (MW): сосудистые споровые и голосеменные растения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 5. С. 96—104.

Губанов И. А., Баландин С. А., Петелин Д. А. и др. Коллекции Гербария Московского университета (MW): однодольные растения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. Вып. 4. С. 58—69.

Губанов И. А., Баландин С. А., Петелин Д. А. и др. Коллекции Гербария Московского университета (MW): двудольные растения (семейства *Casuarinaceae—Caryophyllaceae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 4. С. 73—81.

Губанов И. А., Баландин С. А., Петелин Д. А. и др. Коллекции Гербария Московского университета (MW): двудольные растения (семейства *Nymphaeaceae—Fabaceae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 6. С. 49—62.

Губанов И. А., Баландин С. А., Петелин Д. А. и др. Коллекции Гербария Московского университета (MW) [Сообщение 5]: двудольные растения [часть 3] (семейства *Geraniaceae—Curtisiaceae*) — [Электронный ресурс] — HERBA: Московский электронный ботанический журнал. 1998. Режим доступа: http://herba.msu.ru/publications/4/index.html.

Губанов И. А., Баландина Т. П. Эксикаты Ф. Эрхарта в Гербарии Московского университета (MW) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 6. С. 42—53.

Караваев М. Н. Редчайшая коллекция полинезийских растений в МГУ // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почв., геол., геогр. 1957. № 3. С. 235—242.

Караваев М. Н. Коллекции растений долиннеевского периода, хранящиеся в Гербарии Московского университета // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 1983. Вып. 3. С. 24—26.

Караваев М. Н., Барсукова А. Н. Ботанические коллекции Фридриха Эрхарта в Гербарии Московского университета // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73. Вып. 3. С. 137—139.

Митрофанова Н. С. Анализ гербария Иоханна и Георга Форстеров, хранящегося в Московском государственном университете // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 1. С. 135—137.

Павлов В. Н., Губанов И. А., Барсукова А. В., Багдасарова Т. В. Гербарий Московского университета. М., 1978. 149 с.

Соколов Д. Д., Баландин С. А., Губанов И. А. и др. Образцы растений, имеющие отношение к Карлу Линнею, в Гербарии Московского университета (MW) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 1. С. 38—48.

Balandin S. A. Carl Trinius's (1778—1844) collection at Moscow State University Herbarium (MW) // Taxon. 2002a. Vol. 51, 3. P. 605—606.

Balandin S. A. Trinius General Herbarium: The Herbarium of Moscow State University (MW): Guide to the microform collection IDC number BT—342. Leiden, 2002b. 168 p.

Balandin S. A. The collection of Jacob Friederich Ehrhart (1742—1795) and Georg Franz Hoffmann (1761—1826) at Moscow State University Herbarium (MW) // Taxon. 2003. Vol. 52, 1. P. 159—160.

Balandin S. A. Ehrhart General Herbarium in the Moscow State University Herbarium: Guide to the microform collection IDC number BT—346. Leiden, 2004a. 74 p.

Balandin S. A. Hoffmann Herbarium in the Moscow State University Herbarium (MW): Guide to the microform collection IDC number BT—345. Leiden, 2004b. 168 p.

Balandin S. A., *Gubanov I. A.*, *Jarvis C. E.* et al. The Linnaean Collection of the Herbarium of Moscow State University: digital images, comments, historical review. [Electronic resource]. Moscow, Dehlia Co., Ltd., 2001. CD-ROM. System requirements: IBM PC or Apple Macintosh; CD-ROM drive; Microsoft Internet Explorer 5.0 or better with Java support; Microsoft Windows 95/98/Me/NT/2000 or Mac OS 8.1; 64 MB RAM or visedmore.

Sokoloff D. D., *Balandin S. A.*, *Gubanov I. A.* et al. The history of botany in Moscow and Russia in the 18th and early 19th centuries in the context of the Linnaean Collection at Moscow University (MW) // Huntia. 2002. Vol. 11 (2). P. 129—191.

Hollis S., *Brummitt R. K.* World geographical scheme for recording plant distributions. Pittsburgh, 1992.

SUMMARY

More then a decadal work under the databasing of the collections at the D. P. Syreisczikow Herbarium of Moscow University (MW) was finished in January 2005. Modern geographical division of the herbarium consists of 15 sections: 1) Eastern Europe; 2) Crimea; 3) Caucasus; 4) Siberia & Russian Far East; 5) Mongolia; 6) Central Asia & Kazakhstan; 7) Western & Central Europe; 8) SW, S & SE Asia; 9) Africa; 10) America; 11) Australia; 12) Oceania; 13) Antarctic Islands; 14) botanic gardens & arboreta; 15) mosses & liverworts. Five sections (1, 3, 4, 6, 15) are subdivided into regions, which were slightly modified during the databasing. Detailed system of sectors and regions adopted in the herbarium is given in the paper. Different geographic and taxonomic indexes could be easily calculated in the compiled database. Distribution of the collections by regions and leading taxa (families, genera, and species) is given in tables. There are 731399 specimens of vascular plants (33800+ species, ca. 4870 genera) and 43759 specimens of mosses and liverworts (1422 species, 428 genera) in the D. P. Syreisczikow Herbarium now. The total amount of the specimens is 830000+ specimens taking into account the authentic collection (4000 specimens) and historical collections (56000 specimens), which are stored separately. The sections of Eastern Europe (301041 specimens), Siberia & Russian Far East (136476), Central Asia & Kazakhstan (88772), and Caucasus (77095) are the leading vascular plants sectors of the herbarium. The collections of mosses and liverworts originated mostly from Eastern Europe (22774 specimens), Siberia & Russian Far East (8154), and foreign countries (6148). The collections of the herbarium have increased by 308000 specimens since early 1970s (270000 specimens of vascular plants and 38000 specimens of mosses and liverworts). The MW Herbarium is the second largest and the most actively curated herbarium of Russia. Ca. 10 000 specimens are being incorporated to the collection annually last decade Precise information about the results of databasing of the MW Herbarium can easily be found at the «HERBA: Moscow State University Botanical Server» (*http://www.herba.msu.ru*).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 582.33 (47 + 57)

© О. М. Афонина,[1] Л. И. Абрамова[2]

АНАСТАСИЯ ЛАВРЕНТЬЕВНА АБРАМОВА (к 90-летию со дня рождения)

O. M. AFONINA, L. I. ABRAMOVA. ANASTASIJA LAVRENTIEVNA ABRAMOVA (ON THE 90-YEARS ANNIVERSARY)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: afonina@OA9086.spb.edu
[2] Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова РАН
190000 С.-Петербург, ул. Большая Морская, 44
Факс (812) 311-87-62
E-mail: golub@NA8418.spb.edu
Поступила 25.05.2005
Окончательный вариант получен 22.06.2005

В 2005 г. исполнилось 90 лет Анастасии Лаврентьевне Абрамовой — крупнейшему отечественному бриологу (рис. 1). Вся ее научная деятельность была неразрывно связана с Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова. Работы А. Л. по флористике, систематике, географии современных и ископаемых мхов внесли весомый вклад в становление и развитие отечественной бриологии и широко известны не только в нашей стране, но и за рубежом.

Анастасия Лаврентьевна Абрамова (Токунова) родилась 26 октября 1915 г. в Санкт-Петербурге в семье рабочего. Отец, Лаврентий Сергеевич Токунов, был потомственным модельщиком-судостроителем, мать — Мария Клементьевна Токунова — домохозяйкой. В 1924 г. А. Л. поступила в трудовую школу Петроградского р-на, 7 классов которой закончила в 1931 г. и начала учиться в фабрично-заводском училище (ФЗУ) при заводе им. Макса Гельца. Окончив его в 1933 г., стала работать чертежницей-копировщицей на этом же заводе, параллельно продолжая образование на вечернем рабфаке при Ленинградском университете. В январе 1934 г. была переведена на дневное отделение рабфака, который закончила в 1934 г. В этом же году А. Л. была зачислена на биологический факультет Ленинградского государственного университета. Выбор этого факультета был продиктован особым интересом к биологии.

Со 2-го курса А. Л. начала специализироваться на кафедре морфологии и систематики высших растений под руководством члена-корреспондента АН СССР Николая Адольфовича Буша. Дом Бушей в Ленинграде был «открыт» для всех, там встречались и видные ученые, и студенты, проходили интересные дискуссии, завязывались новые знакомства, устраивались беседы с чаепитиями. Все это создавало определенную творческую атмосферу, которая оказывала благоприятное влияние на студентов, на их становление как молодых специалистов и стимулировала стремление посвятить себя выбранной специальности. Летняя практика студентов тогда



Рис. 1. Анастасия Лаврентьевна Абрамова, 1975 г.

проходила на горно-луговом стационаре АН СССР в Юго-Осетии, там стажировались и проводили исследования приезжие специалисты разных профилей, что позволяло студентам уже тогда устанавливать научные контакты. На стационаре А. Л. проводила научные наблюдения над злаками, результатом которых стала первая статья, опубликованная в 1938 г., содержащая данные по морфологии, биологии и экологии *Festuca varia*.

С 1937 г. А. Л. начала интересоваться мохообразными. В то время на кафедре морфологии и систематики высших растений вел большой практикум и читал курс бриологии профессор Александр Александрович Корчагин. Эти занятия вызывали большой интерес у студентов кафедры, а для А. Л. они сыграли решающую роль и определили направление всей ее дальнейшей научной работы. На летней практике в Юго-Осетии в 1937 и 1938 гг. она совместно с Иваном Ивановичем Абрамовым (тогда он был ее однокурсник) проводила сборы мхов и печеночников. Обработка этих экспедиционных коллекций послужила материалом для выполнения курсовой работы «Печеночные мхи окрестностей Юго-Осетинского стационара АН СССР».

В 1939 г. А. Л. с отличием окончила университет и была оставлена в аспирантуре на кафедре, которую в то время возглавлял профессор Вадим Сергеевич Порецкий. В этом же году А. Л. вышла замуж. Семейный союз Анастасии Лаврентьевны и Ивана Ивановича Абрамова оказал самое благотворное влияние на всю их научную деятельность, и практически все основные исследования на протяжении многих лет выполнялись ими совместно. Первоначальная тема аспирантской работы А. Л. была связана с изучением бриофлоры Валдайской возвышенности. В соответствии с этим была обработана большая коллекция мхов и печеночников из этого района, собранная Е. Ф. Флоровской, подобрана литература, составлен каталог изученных мхов с освещением их экологии и географии. Учеба в аспирантуре была прервана войной и А. Л. была эвакуирована с маленькой дочкой в Череповец, затем в Башкирию, где она была мобилизована на сельскохозяйственные работы в колхоз с. Каразерик. После освобождения Донбасса в 1944 г. А. Л. с семьей (с дочкой и ро-

дителями, И. И. тогда был на фронте) переехала в район г. Сталино, откуда после окончания войны А. Л. была вызвана Ленинградским университетом для продолжения обучения в аспирантуре. Поскольку во время блокады значительная часть собранных материалов по бриофлоре Валдайской возвышенности пропала, тему диссертации пришлось изменить. Имевшиеся сборы мхов с Кавказа и возможность привлечь к обработке коллекции и гербарные материалы, хранившиеся в Отделе споровых растений БИН АН СССР, позволили подойти критически к изучению двух интересных семейств мхов — *Meesiaceae* и *Catoscopiaceae* в пределах СССР. Руководил ее работой профессор А. А. Корчагин, а консультантом была ведущий специалист-бриолог Ботанического института АН СССР профессор Лидия Ивановна Савич-Любицкая.

Научно-исследовательская работа А. Л. в университете сопровождалась активным участием в педагогической деятельности кафедры. А. Л. вела практические занятия по курсу споровых растений и летнюю практику со студентами. При этом она проявила определенные педагогические способности и хорошо владела материалом не только по мхам, но и водорослям, и грибам. Во время обучения в аспирантуре А. Л. была отмечена стипендией имени В. Л. Комарова. Согласно ходатайству Ботанического института, после окончания аспирантуры она была направлена в бриологический сектор Отдела споровых растений и зачислена в 1946 г. в штат на должность младшего научного сотрудника. В 1947 г. А. Л. блестяще защитила кандидатскую диссертацию на тему «Семейства *Meesiaceae* и *Catoscopiaceae* в СССР». В 1954 г. А. Л. была переведена на должность старшего научного сотрудника и до выхода на пенсию, т. е. до 1979 г. она оставалась в этой должности, являясь специалистом самого высокого класса в области бриологии в нашей стране (рис. 2).

В научной деятельности А. Л. большое место занимали региональные флористические исследования. При этом особое внимание уделялось изучению флоры мхов и печеночников Кавказа. Еще в студенческие годы А. Л. и И. И. начали собирать мхи в Юго-Осетии, позднее они работали в Абхазии, Аджарии, Дагестане, Сванетии, Краснодарском и Ставропольском краях. В результате были накоплены обширные материалы по мхам и печеночникам. Определение своих коллекций, а также многочисленных старых сборов разных коллекторов позволило получить много дополнительных данных по флоре мохообразных Кавказа, а также уточнить систематическое положение и географическое распространение отдельных видов. Планировалась подготовка обобщающей сводки по мхам Кавказа, и были выполнены обработки по отдельным систематическим группам, но так сложились обстоятельства, что завершить эту работу не удалось. В начале 1950-х годов началась публикация «Флоры споровых растений СССР». Первый том, подготовленный Л. И. Савич-Любицкой, включающий сфагновые мхи, был опубликован в 1952 г. К работе над очередным томом были привлечены Анастасия Лаврентьева, Зоя Николаевна Смирнова и Клавдия Ивановна Ладыженская. А. Л. провела обработку порядков *Schistostegales* и *Tetraphidales*, кроме того, ею были выполнены оригинальные рисунки для видов порядка *Polytrichales*. Эти материалы вошли в 3-й том «Флоры споровых растений», который был опубликован в 1954 г. Для следующего тома А. Л. сделала обработку родов *Indusiella* Broth., *Coscinodon* Spreng., *Jaffueliobryum* Ther., *Racomitrium* Brid. и подготовила рукописи и рисунки, но, к сожалению, публикация издания была прервана и материалы остались неопубликованными.

Надо сказать, что начало научной деятельности А. Л. в Ботаническом институте (рис. 3) совпало с необыкновенным подъемом флористических и геоботанических исследований, проводимых в стране. В это время в разных регионах Советского Союза работали многочисленные экспедиции, особенно интенсивные исследова-



Рис. 2. А. Л. Абрамова в бриологическом Гербарии БИН АН СССР, 1952 г.

ния велись на Севере. В Ботанический институт поступало много коллекций мохообразных из различных научно-исследовательских институтов, учебных заведений, хозяйственных организаций, заповедников. А. Л. было выполнено определение многочисленных сборов, что значительно расширило объем знаний по бриофлоре различных областей страны. По результатам обработки таких коллекций А. Л. были опубликованы региональные флористические сводки по Таймырскому п-ову, Полярному Уралу, арктической Якутии, Чукотке и др. Итоги изучения мхов арктических регионов были подведены в коллективной работе «Определитель листостебельных мхов Арктики СССР», в подготовке которой А. Л. принимала самое активное участие.

Накоплению данных по видовому разнообразию флоры мхов СССР способствовала также работа с аспирантами. А. Л. обучала определять мхи не только своих аспирантов, но также и аспирантов Ивана Ивановича, через ее руки и глаза прошли коллекции мхов и печеночников из Азербайджана, Армении, Грузии, Молдовы, Ленинградской обл., Карелии, Среднего Приобья, Таймыра, северной Якутии, Чукотки, Туркмении, Монголии.

Особого внимания заслуживает работа Абрамовых, связанная с изучением флоры мхов Монголии. Эта тема была предложена Академией наук СССР в 1974 г., и целью ее было создание первой критической сводки по бриофлоре МНР как основы для ее дальнейшего углубленного исследования. А. Л. были обработаны объемные коллекции мхов, собранные участниками Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции в разные годы — А. А. Юнатовым, В. И. Грубовым, С. В. Максимовичем, Н. С. Голубковой, Э. Куком и У. Цогтом. Итогом этой многолетней работы стала публикация в 1983 г. «Конспекта флоры мхов Монгольской Народной Республики». Это издание включает систематический список из 329 видов мхов и 52 видов печеночников. В работе приводятся оригинальные рисунки, выполненные по гербарным образцам мхов из Монголии, и карты распространения наиболее интересных видов мхов на территории МНР.



Рис. 3. А. Л. Абрамова среди бриологов Ботанического института.
Слева направо: З. Н. Смирнова, Н. Корчагина (лаборант), Л. И. Савич-Любицкая, А. Л. Абрамова, И. И. Абрамов (1950—1952 гг.).

Наряду с флористическими исследованиями А. Л. уделяла большое внимание вопросам систематики и географии мхов и печеночников. Работы этого направления отличаются особой тщательностью исполнения, они основаны на глубоком анализе анатомо-морфологических признаков, что позволяло автору предлагать свое понимание ряда спорных таксономических вопросов. Интересными в отношении систематики являются публикации по родам *Leptopterigynandrum* C. Müll., *Helodium* Warnst., *Heterocladium* Schimp., *Neckeradelphus* Steere и др. Как правило, все систематические работы А. Л. сопровождаются прекрасными рисунками, несущими дополнительную информацию об описываемых таксонах. В целях уточнения таксономического положения и выяснения вопроса высокого эндемизма мхов на Дальнем Востоке А. Л. совместно с И. И. была предпринята ревизия бокоплодных мхов, описанных чешским бриологом Й. Подперой (J. Podpěra), и проведено критическое изучение дальневосточных материалов А. С. Лазаренко по семействам *Thuidiaceae* Schimp. и *Leskeaceae* Schimp. Также ими была проведена ревизия коллекции мхов, собранной братьями Краузе (Aurel и Athur Krause) на Чукотском п-ове, на основании которой в свое время К. Мюллер (C. Müller) описал 29 новых видов. В результате этих ревизий большинство описанных видов было сведено в синонимы, и это позволило изменить существовавшее ранее представление о высоком эндемизме мхов на Дальнем Востоке. Работы А. Л. по систематике мхов получили признание у зарубежных бриологов, и на XII Международном Ботаническом конгрессе она была избрана в Комитет по таксономии мхов.

Следует отметить существенный вклад, сделанный Анастасией Лаврентьевной вместе с Иваном Ивановичем, в изучение ископаемых мхов. На основании материалов, переданных для определения такими палеоботаниками, как Павел Иванович Дорофеев, Альфред Алексеевич Колаковский и др., А. Л. и И. И. описали мохообразные третичной флоры Кавказа, Северного Приволжья, Южного Урала. Особенно интересной оказалась плиоценовая флора Дуаба в Абхазии, откуда были описаны новые для науки вымершие виды *Claopodium kolakowskyi*, *C. perssonii* и

Echinodium savicziae, а также выявлены виды, современное распространение которых находится далеко за пределами Кавказа. Находки *Actinothuidium hookeri* (Mitt.) Broth. в верхнечетвертичных отложениях Башкирии и многих других интересных таксонов существенно расширили знание о бриофлоре той эпохи. Палеоботанические исследования, проведенные А. Л., имеют значение не только для решения вопросов систематики, филогении и географического распространения мохообразных, но также получили практическое применение в стратиграфии.

Накопленный богатый профессиональный опыт и широкая эрудиция в полной мере проявились в подготовленном совместно с И. И. обзоре по мохообразным для сводки «Жизнь растений», где были учтены все последние достижения современной бриологии на тот момент.

Много сил и времени А. Л. отдавала работе с гербарием. С самого начала работы в Ботаническом институте ей пришлось вместе с другими коллегами распаковывать и приводить в рабочий порядок гербарий, подготовленный во время войны к эвакуации. Текущая работа с гербарием всегда требовала много времени, помимо инсерации определенных коллекций, выделялись дублеты для научного обмена, готовились справочные гербарии для высших учебных заведений и в первую очередь тех, которые пострадали во время немецкой оккупации. Особое внимание уделялось изданию эксикат мохообразных. Публикация эксикат позволяла устанавливать контакты и налаживать научный обмен коллекциями с ведущими гербариями мира, что в свою очередь способствовало росту бриологического гербария БИН РАН. Во всех экспедиционных поездках, а часто и во время отпуска при любой возможности А. Л. старалась собрать наиболее интересные мхи на издание. Прекрасные сборы мхов и печеночников специально для издания эксикат были сделаны Абрамовыми на Кавказе. В свое время эти материалы полностью опубликовать им не удалось, и сейчас эта работа продолжается коллективом бриологов Ботанического института.

Педагогические способности А. Л. проявились еще в период ее учебы в аспирантуре. Работая в Ботаническом институте, она продолжает активно участвовать в подготовке специалистов-бриологов. Руководство аспирантами проходило в тесном контакте с И. И., который главным образом осуществлял общее руководство, а А. Л. вела практическую часть — учила определять мхи, готовить иллюстрации, оформлять рукописи. А. Л. щедро делилась своими знаниями, уделяя много времени консультациям приезжим начинающим бриологам, а также ботаникам других специальностей из разных научных учреждений страны. Некоторое время А. Л. вела практические занятия, организованные вместе с И. И., по бриологии на кафедре ботанической географии географического факультета ЛГУ.

Широкие научные контакты характерны для научной деятельности А. Л. К ней на консультации в Отдел споровых растений приезжали бриологи с Украины, Прибалтики, Молдавии, Армении, Грузии, Средней Азии. Она активно участвовала во всех конференциях и съездах ВБО, выступала с докладом на Международном Ботаническом конгрессе в 1975 г. Последний ее доклад — «Вклад А. А. Корчагина в отечественную бриологию» — был сделан в 2000 г.

А. Л. вышла на пенсию в 1979 г., но после этого она продолжала активно работать, определять коллекции, совместно с И. И. публиковать научные работы. В этот период она консультировала аспирантку И. В. Сиротину, диссертация которой была посвящена флоре мхов Туркмении. Часто к ней приезжает за консультациями бриолог из Монголии Ц. Цэгмэд. После ухода из жизни Ивана Ивановича осталась незавершенная работа над «Определителем листостебельных мхов Карелии». Соавтор этой работы Л. А. Волкова подготовила черновой вариант работы и вышла на

пенсию, оставив свою бриологическую деятельность. Закончить работу над рукописью и довести ее до публикации посчитала своим долгом А. Л., она отредактировала весь текст, дополнила его некоторыми данными и подготовила иллюстрации.

До сих пор Анастасия Лаврентьевна продолжает живо интересоваться делами в бриологическом секторе Ботанического института, по мере сил старается оказать помощь его сотрудникам. Она сделала неоценимый дар для коллектива бриологов — передала богатейшее собрание научной литературы и многочисленные оттиски по бриологии. К ней всегда можно обратиться по разным вопросам и всегда можно найти с ее стороны помощь и понимание.

Вся научная деятельность Анастасии Лаврентьевны Абрамовой, подчиненная любимому делу, является примером самоотверженного служения отечественной науке. Сердечно поздравляем Анастасию Лаврентьевну с юбилеем и от всего сердца желаем ей доброго здоровья, бодрости и хорошего настроения.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ А. Л. АБРАМОВОЙ

1938. К морфологии и биологии *Festuca varia* Haenke // Бот. журн. Т. 23. № 3. С. 219—230. (Под фамилией А. Л. Токунова).

1947. Семейства *Meesiaceae* и *Catoscopiaceae* в СССР. Дис. ... канд. биол. наук. Л.: БИН АН СССР. 252 с. + табл. I—XLI.

1949. *Buxbaumia aphylla* Hedw. на Кавказе // Бот. журн. Т. 34. № 3. С. 293—296. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1950. К флоре мхов Нахичеванской АССР // Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. ин-та АН СССР. Т. 6. Вып. 7/12. С. 212—216. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Мхи из древнего захоронения в горном Алтае // Природа. № 7. С. 64—65. (Совместно с Л. И. Савич-Любицкой).

Несколько видов мхов новых для Кавказа // Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. ин-та АН СССР. Т. 6. Вып. 7/12. С. 216—218. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Новые мхи для флоры Кавказа // Бот. журн. Т. 35. № 5. С. 514—516. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1951. О видах рода *Tetraphis* Hedw. // Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. ин-та АН СССР. Т. 7. С. 214—219.

Редкие виды мхов дальневосточной флоры // Там же. С. 219—223. (Совместно с И. И. Абрамовым.)

1952. О некоторых редких видах мхов на Кавказе // Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. ин-та АН СССР. Т. 8. С. 196—201. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Что такое *Camptothecium caucasicum* (Lindb.) Limpr.? // Там же. С. 201—210. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1953. К систематике *Scleropodium ornellanum* (Mol.) Mol. // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 2. Вып. 8. С. 357—374. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Материалы к флоре печеночных мхов Юго-Осетии // Там же. С. 375—402. (Совместно с И. И. Абрамовым).

О новых и интересных видах мхов и печеночников с Кавказа // Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. ин-та АН СССР. Т. 9. С. 183—187. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Род *Cololejeunea* (Spruce) Schiffner в СССР // Там же. С. 176—183.

1954. Андреевые и бриевые (тетрафисовые, политриховые, буксбаумиевые, шистостеговые) мхи // Флора споровых растений СССР. Т. 3. Листостебельные мхи. М.; Л. 331 с. (Совместно с К. И. Ладыженской и Л. И. Савич-Любицкой).

Ископаемые мхи из района раскопок Таймырского мамонта // Бот. журн. Т. 39. № 4. С. 594—603. (Совместно с Л. И. Савич-Любицкой).

К флоре мхов Таймырского полуострова // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 2. Споровые растения. Вып. 9. С. 635—648. (Совместно с Л. И. Савич-Любицкой).

Обзор семейства *Catoscopiaceae* // Там же. С. 649—665.

1955. Мхи из киммерийских отложений Дуаба // Докл. АН СССР. Т. 103. № 4. С. 699—700. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Glyphomitrium warburgii (Broth.) Card. — новый вид для СССР // Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. ин-та АН СССР. Т. 10. С. 257—262. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Pogonatum inflexum (Lindb.) Par. во флоре мхов Кавказа // Там же. С. 248—257. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1956. Л. И. Савич-Любицкая (К 70-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 41. № 10. С. 1555—1564.

Монографический обзор семейства *Meesiaceae* в СССР // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 2. Споровые растения. Вып. 10. С. 393—489.

Мхи из нижнечетвертичных отложений у с. Фатьяновка на р. Оке // Вестн. ЛГУ. № 24. Сер. геол. и геогр. Вып. 4. С. 94—100. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Мхи из плиоцена нижней Камы. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л. С. 60—63. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Мхи северо-востока Азии // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 2. Споровые растения. Вып. 10. С. 490—511.

Hydrogonium Ehrenbergii (Lor.) Jaeg. из Средней Азии // Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. ин-та АН СССР. Т. 11. С. 191—200. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Indusiella thianschanica Broth. et C. Müll. (анатомо-морфологический очерк) // Там же. С. 186—191.

Mnium immarginatum (Lindb.) Broth. из Монголии // Бот. журн. Т. 41. № 1. С. 89—91. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1957. Киммерийские мхи Дуаба // В кн.: Тез. докл. (Делегатский съезд Всесоюз. бот. общ-ва. Май 1957 г.). Вып. 5. Споровые растения / Ред. В. П. Савич. Л., АН СССР, ВБО. С. 69—70. (Совместно с И. И. Абрамовым).

О некоторых особенностях флоры мхов Колхиды // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 11. С. 348—352. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Hepaticae et Musci URSS exsiccati. Curavit L. I. Savicz-Ljubitzkaja. Leningrad. Ed. Inst. Bot. nom. V. L. Komarovii AS URSS. Decas III. 4 p.

1958. О некоторых генетических связях ископаемой флоры мхов Дуаба // Бот. журн. Т. 43. № 7. С. 1018—1024. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1959. Киммерийские мхи Дуаба (Абхазия) // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 2. Споровые растения. Вып. 12. С. 301—359. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Мхи из чаудинских слоев юго-западного Кавказа // Вестн. ЛГУ. № 6. Сер. геол. и геогр. Вып. 1. С. 144—147. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1959. О мхах Армении // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 2. Споровые растения. Вып. 12. С. 360—366. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1960. Новый род и новые виды мхов для СССР: *Bryobrittonia* Williams — *B. pellucida* Williams и *Hypnum subimponens* Lesq. // Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. ин-та АН СССР. Т. 13. С. 294—305. (Совместно с И. И. Абрамовым).

О мхах Курильских островов // В кн.: Материалы по природным ресурсам Камчатки и Курильских островов. Магадан. С. 87—97.

О чаудинской бриофлоре юго-западного Кавказа // Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. ин-та АН СССР. Т. 13. С. 305—312. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1961. О новых видах для бриофлоры Кавказа // Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. ин-та АН СССР. Т. 14. С. 282. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 715 с. (Совместно с Л. И. Савич-Любицкой и З. Н. Смирновой).

Metzgeria pubescens (Schrank) Raddi на северо-востоке Европы // Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. ин-та АН СССР. Т. 14. С. 279—281. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Scleropodium ornellanum (Mol.) Mol. в Средней Азии // Там же. С. 275—278. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Hepaticae et Musci URSS exsiccati. Curavit L. I. Savicz-Ljubitzkaja. Leningrad. Ed. Inst. Bot. nom. V. L. Komarovii AS URSS. Decas VIII. 3 p.

1962. О верхнетретичной и раннечетвертичной флоре мхов Среднего Поволжья // Проблемы ботаники. Т. 6. С. 7—17. (Совместно с И. И. Абрамовым).

О некоторых видах Кавказской бриофлоры // Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. ин-та АН СССР. Т. 15. С. 166—170. (Совместно с И. И. Абрамовым).

О *Cephalozia pleniceps* (Aust.) Lindb. с Кавказа // Там же. С. 163—165. (Совместно с Й. Дудой).

Hepaticae et Musci URSS exsiccati. Curavit L. I. Savicz-Ljubitzkaja. Leningrad. Ed. Inst. Bot. nom. V. L. Komarovii AS URSS. Decas XV. 3 p.

1963. К флоре печеночных мхов Кавказа. Лагодехский заповедник // Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. ин-та АН СССР. Т. 16. С. 168—172. (Совместно с И. И. Абрамовым и Й. Дудой).

Actinothuidium hookeri (Mitt.) Broth. в кинельских отложениях Башкирии // Там же. С. 195—199. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1964. Восточно-азиатские связи бриофлоры Кавказа // Программа и тезисы докл. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения проф. Н. И. Кузнецова. Тарту, Тартуский гос. ун-т. С. 12—14. (Совместно с И. И. Абрамовым).

К флоре печеночных мхов Кавказа (Бакуриани) // Нов. сист. низш. раст. [Т. 1.] С. 275—280. (Совместно с И. И. Абрамовым и Й. Дудой).

К флоре печеночных мхов Кавказа (Тебердинский заповедник) // Там же. С. 280—285. (Совместно с И. И. Абрамовым и Й. Дудой).

Мхи ущелья Кондара (Таджикская ССР) // Там же. С. 325—341. (Совместно с И. И. Абрамовым).

О бриофлоре чаудинского возраста на Кавказе // Бот. журн. Т. 49. № 10. С. 1486—1487. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Lydiaea Lazar. — новый род для флоры мхов Кавказа // Докл. АН АрмССР. Т. 38. № 4. С. 243—244. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1965. Ископаемые мхи из отложений Мамонтовой горы на Алдане // Нов. сист. низш. раст. Т. 2. С. 278—280. (Совместно с И. И. Абрамовым).

К флоре печеночных мхов Ленинградской обл. // Там же. С. 234—245. (Совместно с И. И. Абрамовым и Й. Дудой).

Мхи из сарматских отложений Предкавказья // Нов. сист. низш. раст. [Т. 2.] С. 280—284. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Обзор семейства *Neckeraceae* в СССР // Матер. Закавк. конф. по споровым растениям. Баку. С. 182—185.

Спорогоны мхов из четвертичных отложений СССР // Нов. сист. низш. раст. Т. 2. С. 285—296. (Совместно с И. И. Абрамовым и М. Г. Капиани).

1966. Барбула Иогансена (*Barbula johansenii* Williams) в горах Средней Азии // Докл. АН ТаджССР. Душанбе. Т. 9. № 8. С. 41—44. (Совместно с У. К. Маматкуловым).

К флоре печеночных мхов Кавказа (Аджария) // Нов. сист. низш. раст. [Т. 3.] С. 287—297. (Совместно с И. И. Абрамовым и Й. Дудой).

Новый род мхов сем. *Plagiotheciaceae* // Там же. С. 297—302. (Совместно с И. И. Абрамовым).

О мхах Молдавской ССР // Там же. С. 315—326. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Редкие виды мхов Сибири и Дальнего Востока // Там же. С. 302—315. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1967. Биологические особенности *Barbula johansenii* Williams // Нов. сист. низш. раст. [Т. 4.] С. 364—371. (Совместно с У. К. Маматкуловым).

К систематике *Hypnum leptothallum* (C. Muell.) Par. // Там же. С. 351—363. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Мхи из бурых углей Украины // Там же. С. 337—341. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Новый род и вид ископаемых мхов из сем. *Amblystegiaceae* // Там же. С. 332—336. (Совместно с И. И. Абрамовым).

О плейстоценовых мхах Западной Белоруссии // Там же. С. 341—350. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1968. Интересные мхи сем. *Pottiaceae* из Средней Азии // Докл. АН ТаджССР. Т. 11. № 3. С. 53—56. (Совместно с У. К. Маматкуловым).

К пониманию рода мхов *Neckeradelphus* // Нов. сист. низш. раст. [Т. 5.] С. 308—311. (Совместно с И. И. Абрамовым).

К пониманию *Funaria attenuata* (Dicks.) Lindb. // Там же. С. 288—293.

Новые и интересные виды бриофлоры СССР // Там же. С. 298—302. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Новые и интересные для Кавказа роды и виды мхов // Биол. журн. Армении. Т. 21. № 8. С. 63—68. (Совместно с Б. И. Дильдарян).

О систематическом положении *Myrinia rotundifolia* (Arn.) Broth. // Нов. сист. низш. раст. [Т. 5.] С. 293—298. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Об изменчивости *Amblyodon dealbatus* (Hedw.) P. Beauv в Средней Азии // Докл. АН ТаджССР. Т. 11. № 5. С. 65—68. (Совместно с У. К. Маматкуловым).

Сфагновые мхи из миоцена Белоруссии // Нов. сист. низш. раст. [Т. 5.] С. 270—274. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1969. Мхи // В кн.: Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана / Ред. Л. В. Арнольди, А. А. Юнатов. Л.: Наука. С. 291—295. (Совместно с И. И. Абрамовым).

A new combination in *Myuroclada* (*Musci*) // Taxon. Vol. 18. N 3. P. 350—351. (With I. I. Abramov).

Crumia latifolia (Kindb.) Schof. во флоре мхов СССР // Биол. журн. Армении. Т. 22. № 1. С. 54—58. (Совместно с Б. И. Дильдарян).

Eastern-asiatic affinities of the Caucasian bryoflora // J. Hattori Bot. Lab. N 32. P. 151—154. (With I. I. Abramov).

On *Mielichhoferia savicziae* (*Musci*) // Taxon. Vol. 18. N 3. P. 351.

The genus *Neckeradelphus* (*Musci*) // Taxon. Vol. 18. N 3. P. 349—350. (With I. I. Abramov).

Об изменчивости *Hydrogrimmia mollis* (Br. et Sch.) Loeske // Нов. сист. низш. раст. Т. 6. С. 257—262.

1970. Новый мох для Дальнего Востока — *Archidium alternifolium* (Hedw.) Mitt. // Нов. сист. низш. раст. Т. 6. С. 262—265. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Об ареале *Funaria aequidens* Lindb. // Нов. сист. низш. раст. Т. 7. С. 342—347. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Сфагновые мхи в горах Средней Азии // Нов. сист. низш. раст. Т. 7. С. 333—342. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1971. Новое местонахождение *Voitia nivalis* Hornsch. в Средней Азии // Нов. сист. низш. раст. Т. 8. С. 361—363. (Совместно с Э. К. Тийвель).

1972. Арктическая бриофлора СССР и некоторые ее особенности // Тез. докл.: IV Закавказское совещ. по спор. раст. Ереван / Ред. Д. Н. Тетеревникова-Бабаян. Ереван: Ереванский гос. ун-т. С. 63—64. (Совместно с И. И. Абрамовым, О. М. Афониной, Л. С. Благодатских).

Виды мхов, новые для Кавказа // Нов. сист. низш. раст. Т. 9. С. 338—343. (Совместно с Б. И. Дильдарян).

Виды *Heterocladium* B. S. G. (*Thuidiaceae*) во флоре мхов СССР // Бот. журн. Т. 57. № 8. С. 902—915. (Совместно с Л. А. Волковой).

Еще один синоним *Polytrichum gracile* Sm. // Нов. сист. низш. раст. Т. 9. С. 371—379. (Совместно с И. И. Абрамовым).

О видовой самостоятельности *Helodium amurense* Broth. // Там же. С. 328—338. (Совместно с И. И. Абрамовым).

О распространении *Hypnum plumaeforme* Wils. в СССР // Тез. докл.: IV Закавказское совещ. по спор. раст. Ереван / Ред. Д. Н. Тетеревникова-Бабаян. Ереван: Ереванский гос. ун-т. С. 63—64. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Об изменчивости видов рода *Dicranoweisia* Lindb. в СССР // Нов. сист. низш. раст. Т. 9. С. 343—349. (Совместно с И. И. Абрамовым).

A new synonym of *Polytrichum gracile* Sm. // J. Hattori Bot. Lab. N 36. P. 141—149. (With I. I. Abramov).

On the span of the genus *Helodium* (Sull.) Warnst. // J. Hattori Bot. Lab. N 35. P. 371—381. (With I. I. Abramov).

1973. Арктическая флора мхов и ее особенности // В кн.: Тез. докл. V Делегатского съезда бот. общ-ва. Киев, АН СССР ВБО и АН УССР УБО. С. 174—176. (Совместно с И. И. Абрамовым, О. М. Афониной, Л. С. Благодатских).

К флоре печеночных мхов Средней Азии // Нов. сист. низш. раст. Т. 10. С. 268—272. (Совместно с И. И. Абрамовым и Й. Дудой).

Обзор бриофлоры Кавказа // В кн.: Тез. докл. V Делегатского съезда бот. общ-ва. Киев, АН СССР ВБО и АН УССР УБО. С. 176—177. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Обзор рода *Pterygoneurum* Jur. (*Musci*) в СССР // Нов. сист. низш. раст. Т. 10. С. 305—316. (Совместно с Л. С. Благодатских и Л. А. Черепановой).

1974. К флоре печеночных мхов Чукотского полуострова // Нов. сист. низш. раст. Т. 11. С. 311—317. (Совместно с О. М. Афониной и Й. Дудой).

Обзор бриофлоры Кавказа // Там же. С. 304—311. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Amblystegium compactum (C. Muell.) Br. et Sch. и *Eurhynchium striatulum* (Spruce) Br. et Sch. в Карелии // Там же. С. 320—327. (Совместно с Л. А. Волковой).

Schistostega pennata (Hedw.) Web. et Mohr. в окрестностях Магадана // Там же. С. 317—320. (Совместно с Л. С. Благодатских).

1975. Арктическая флора мхов СССР и ее особенности // Нов. сист. низш. раст. Т. 12. С. 273—283. (Совместно с И. И. Абрамовым, О. М. Афониной и Л. С. Благодатских).

Интересные виды мхов Западной Монголии // Нов. сист. низш. раст. Т. 12. С. 290—292. (Совместно с Ц. Цэгмэд).

Некоторые особенности флоры печеночных мхов Дальнего Востока // В кн.: Флора, систематика и филогения растений / Ред. К. М. Сытник. Киев: С. 153—160. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Таксономическая структура бриофлоры СССР // В кн.: Тезисы докл., представл. XII Междунар. бот. конгрессу. 3—11 июля 1975. Л.: Наука. Т. 1. С. 88. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Тропические связи флоры печеночных мхов СССР // В кн.: Флора, систематика и филогения растений / Ред. К. М. Сытник. Киев. С. 146—153. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Hypnum plumaeforme Wils. на Кавказе // Нов. сист. низш. раст. Т. 12. С. 283—289. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1976. К флоре печеночных мхов Чукотского полуострова. II // Нов. сист. низш. раст. Т. 13. С. 208—214. (Совместно с О. М. Афониной и Й. Дудой).

Материалы к флоре мхов Монголии // Нов. сист. низш. раст. Т. 13. С. 193—208. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1977. Интересные виды мхов Монголии // Нов. сист. низш. раст. Т. 14. С. 219—223. (Совместно с Ц. Цэгмэд).

К бриофлоре Дальнего Востока // Нов. сист. низш. раст. Т. 14. С. 212—219. (Совместно с И. И. Абрамовым).

К бриофлоре хребта Тургэн (Монголия) // Нов. сист. низш. раст. Т. 14. С. 223—229. (Совместно с Ц. Цэгмэд).

Мхи южной тайги (окрестности г. Дно Псковской области) // Нов. сист. низш. раст. Т. 14. С. 200—212. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Таксономическая структура бриофлоры СССР // Нов. сист. низш. раст. Т. 14. С. 191—200. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1978. Значение ареологических исследований в систематике мхов // Нов. сист. низш. раст. Т. 15. С. 189—194. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Класс антоцеротовые или антоцеротопсиды (*Anthocerotopsida*) // В кн.: Жизнь растений / Ред. Ан. А. Федоров. Т. 4. М.: Просвещение. С. 56—59. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Класс листостебельные мхи, или бриопсиды (*Bryopsida*, или *Musci*) // Там же. С. 75—96. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Класс печеночники или печеночные мхи (*Marchantiopsida,* или *Hepaticopsida*) // Там же. С. 60—75. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Материалы к флоре мхов Монголии. 2 // Нов. сист. низш. раст. Т. 15. С. 194—207. (Совместно с И. И. Абрамовым).

О видах семейства *Thuidiaceae* в СССР // Там же. С. 208—211. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Отдел моховидные (*Bryophyta*): Общая характеристика // В кн.: Жизнь растений / Ред. Ан. А. Федоров. Т. 4. М.: Просвещение. С. 49—56. (Совместно с И. И. Абрамовым, А. С. Лазаренко, А. Л. Тахтаджяном).

1979. Материалы к флоре мхов Турции // Нов. сист. низш. раст. Т. 16. С. 161—163. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Редкие и интересные виды мхов с Кавказа // Нов. сист. низш. раст. Т. 16. С. 158—160. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Редкие и интересные виды мхов Монголии // Там же. С. 169—175. (Совместно с Ц. Цэгмэд).

Marsupella revoluta (Nees) Lindb. во флоре печеночных мхов Монголии // Там же. С. 163—168. (Совместно с И. И. Абрамовым и Ц. Цэгмэд).

1980. К бриофлоре северо-востока СССР // Нов. сист. низш. раст. Т. 17. С. 201—204. (Совместно с И. И. Абрамовым и Л. С. Благодатских).

К истории изучения бриофлоры СССР // Там же. С. 167—174. (Совместно с И. И. Абрамовым).

К пониманию *Ptychomitrium altaicum* Broth. // Там же. С. 174—178. (Совместно с И. И. Абрамовым).

К флоре печеночных мхов Чукотского полуострова. III // Там же. С. 204—211. (Совместно с О. М. Афониной и Й. Дудой).

Материалы к изучению бриофлоры Чукотки // Там же. С. 179—200. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1981. К пониманию некоторых дальневосточных мхов СССР // Нов. сист. низш. раст. Т. 18. С. 153—178. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Мхи из участка захоронения мамонтенка // В кн.: Магаданский мамонтенок / Ред. Н. К. Верещагин, В. М. Михельсон. Л.: Наука. С. 247—253. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Об эндемичных листостебельных мхах СССР. 1. *Cephalocladium zerovii* Lazar. // Нов. сист. низш. раст. Т. 18. С. 179—187. (Совместно с И. И. Абрамовым).

О сфагновом болоте на Зангезурском хребте в Армении // В. кн.: Бриолихенологические исследования высокогорных районов и Севера СССР. Апатиты. С. 49—50. (Совместно с В. А. Манакяном).

1982. К бриофлоре горы Отгон-Тэнгэр (МНР) // Нов. сист. низш. раст. Т. 19. С. 175—186. (Совместно с Ц. Цэгмэд).

К флоре печеночных мхов Чукотского полуострова. IV // Нов. сист. низш. раст. Т. 19. С. 184—186. (Совместно с О. М. Афониной и Й. Дудой).

1983. К бриофлоре северо-востока европейской части СССР // Нов. сист. низш. раст. Т. 20. С. 168—173. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Конспект флоры мхов Монгольской Народной Республики // Биол. ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики. Т. 17. С. 1—222. (Совместно с И. И. Абрамовым).

О связи флор печеночных мхов Чукотского п-ова и Арктической Аляски // В кн.: Биологические проблемы Севера. Ч. I. Тез. докл. на X Всесоюз. симпоз. Магадан. С. 45. (Совместно с О. М. Афониной).

Род *Leptopterigynandrum* C. Muell., новый для бриофлоры СССР // Нов. сист. низш. раст. Т. 20. С. 161—168. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1984. Материалы к флоре мхов Далдына на северо-западе Якутии // Нов. сист. низш. раст. Т. 21. С. 197—208. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Новый вид рода *Hypnum* Hedw. для СССР // Там же. С. 192—197. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1985. К систематике рода *Brotherella* Loeske // Нов. сист. низш. раст. Т. 22. С. 206—210. (Совместно с И. И. Абрамовым).

О мхах из сборов Г. А. Потанина в Монголии // Там же. С. 201—206. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Печеночные мхи Чукотского полуострова. Препринт. Магадан. 40 с. (Совместно с О. М. Афониной и Й. Дудой).

Oligotrichum falcatum Steere в СССР // Нов. сист. низш. раст. Т. 22. С. 210—214. (Совместно с О. М. Афониной и Л. С. Благодатских).

1986. К бриофлоре Абхазии // Нов. сист. низш. раст. Т. 23. С. 191—196. (Совместно с И. И. Абрамовым и И. В. Радзимовской).

Крымско-кавказские связи флоры мхов Туркмении // Нов. сист. низш. раст. Т. 24. С. 179—184. (Совместно с И. И. Абрамовым и И. В. Сиротиной).

К флоре мхов нижнего течения р. Колымы // Нов. сист. низш. раст. Т. 23. С. 208—214. (Совместно с Н. А. Степановой).

Новые и интересные виды мхов из Туркмении // Там же. С. 197—204. (Совместно с И. И. Абрамовым и И. В. Сиротиной).

Что такое *Barbella minuta* Lazar.? // Нов. сист. низш. раст. Т. 23. С. 204—208. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1987. Дополнение к флоре мхов Монголии // Нов. сист. низш. раст. Т. 24. С. 185—188. (Совместно с Ц. Цэгмэд).

Крымско-кавказские связи флоры мхов Туркмении // Там же. Т. 24. С. 179—184. (Совместно с И. И. Абрамовым, И. В. Сиротиной).

О систематическом положении *Trichostomopsis aaronis* (Lor.) Agnew et Townsend // Нов. сист. низш. раст. Т. 24. С. 169—179. (Совместно с И. И. Абрамовым и И. В. Сиротиной).

1988. К бриофлоре Туркмении // Нов. сист. низш. раст. Т. 25. С. 148—157. (Совместно с И. И. Абрамовым и И. В. Сиротиной).

О видах рода *Grimmia* Hedw. из Средней Азии // Там же. С. 157—169. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1989. К бриофлоре Монгольского Алтая // Нов. сист. низш. раст. Т. 26. С. 136—146. (Совместно с Ц. Цэгмэд).

К бриофлоре Туркмении. 2 // Там же. С. 133—136. (Совместно с И. И. Абрамовым и И. В. Сиротиной).

О видах рода *Entosthodon* Schwaegr. (сем. *Funariaceae*) из Средней Азии // Там же. С. 124—132. (Совместно с И. И. Абрамовым и И. В. Сиротиной).

1990. Новое местонахождение *Ricciocarpus natans* (L.) Corba в Якутии // Нов. сист. низш. раст. Т. 27. С. 125—126. (Совместно с Е. Г. Николиным).

Tortula velenovskyi Schiffn. — новый вид с плато Путорана (Среднесибирское плоскогорье) // Там же. С. 118—124. (Совместно с И. В. Чернядьевой).

1992. К бриофлоре острова Беннета (Новосибирские острова) // Нов. сист. низш. раст. Т. 28. С. 134—140. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1993. Новые и редкие виды мхов Монголии // Нов. сист. низш. раст. Т. 29. С. 128—132. (Совместно с Ц. Цэгмэд).

1994. Новые роды и виды мхов во флоре Монголии // Бот. журн. Т. 79. № 10. С. 138—143. (Совместно с Ц. Цэгмэд).

УДК 92

Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 12

© И. В. Змитрович, А. Д. Потемкин

К ЮБИЛЕЮ ИРИНЫ НИКОЛАЕВНЫ ДРОЗДОВОЙ

I. V. ZMITROVICH, A. D. POTEMKIN.
TOWARDS THE JUBILEE OF IRINA NIKOLAEVNA DROZDOVA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: iv_zmitrovich@mail.ru; Potemkin_alexey@mail.ru
Поступила 28.06.2005
Окончательный вариант получен 27.07.2005

7 октября 2005 г. отмечался 70-летний юбилей Ирины Николаевны Дроздовой, талантливого педагога, палеоботаника, специалиста в области углепетрографии.

Первые научные работы были выполнены И. Н. Дроздовой еще в студенческие годы в стенах Ленинградского государственного университета (ЛГУ), где она проявила себя как талантливый флорист и прекрасный полевой исследователь. К тому



времени относится ее работа «О растениях, собранных в 1956 г. на побережьях Баренцева и Белого морей», выполненная в соавторстве с Е. Г. Победимовой и О. Н. Станищевой и представляющая флористическое исследование одного из слабоизученных уголков нашей страны, в котором, помимо внушительного списка, приводятся критические примечания к целому ряду таксонов, представляющие и сегодня большой интерес. Уже намного позже все приобретенные в эти годы флористические навыки И. Н. с большой любовью и терпением будет прививать своим студентам.

Специализироваться в области палеоботаники И. Н. начала в Отделе горючих ископаемых Научно-исследовательского института геологии Арктики (НИИГА) под руководством Е. С. Корженевской. Объектом исследований И. Н. становится растительный материал палеозойских и мезозойских углей арктических районов Сибири. Эта область палеоботанических исследований восходит к работе М. Д. Залесского (1914), посвященной исследованию исходного растительного материала гумусовых углей. В 1942 г. Дж. Г. Кэди для обозначения растительных остатков ископаемых углей вводится понятие фитерала (Cady, 1942). Впоследствии морфологическая идентификация и таксономическая атрибуция фитералов оформилась в самостоятельное направление исследований — фитеральный анализ, осуществляющийся путем микроскопического изучения углепетрографических препаратов — шлифов и аншлифов (Дроздова и др., 1984; Lapo, Drozdova, 1989). Кроме обычных «вертикальных» (перпендикулярных напластованию) шлифов, большую роль в идентификации фитералов играют «горизонтальные» шлифы, изготовленные параллельно напластованию. Помимо данных, полученных при изучении шлифов, для установления фитерального состава углей используют ксилотомический и карпологический методы, методы ионного травления, разделения углей в тяжелых жидкостях (Дроздова, Лапо, 2001).

В 1960—1970-е годы И. Н. Дроздова активно изучает остатки углеобразователей, господствовавших на обширных пространствах Северной Евразии в палеозойское, мезозойское, а также кайнозойское время, выявляет ранее не фиксировавшиеся в материале углей соответствующего возраста остатки — листья мохообразных, плаунов, кордаитовых и покрытосеменных, склеренхимные элементы стеблей древовидных папоротников. И. Н. внесла крупный вклад в познание фитералов карбоновых (Дроздова и др., 1971), пермских (Дроздова, 1962), юрских, нижнемеловых, триасовых (Дроздова, 1966, 1973), а также палеогеновых и неогеновых (Михелис, Дроздова, 1979) углей.

В 1970 г. И. Н. защищает кандидатскую диссертацию по теме «Исходный растительный материал ископаемых углей арктических и некоторых других угленосных районов Сибири», обобщающую 10-летний период ее исследований в этой области. Эта работа получила высокую оценку А. А. Яценко-Хмелевского.

Важный период научно-педагогической деятельности И. Н. Дроздовой связан с работой на кафедре ботаники Ленинградского государственного педагогического института (ЛГПИ) им. А. И. Герцена (с 1992 г. — Российского государственного педагогического университета — РГПУ). Она создает и в течение многих лет совершенствует общий курс систематики растений. Большое внимание в данном кур-

се было уделено высшим споровым растениям — отчасти в связи с собственным исследовательским интересом И. Н., но главное, в силу средоточия в этом разделе ряда узловых вопросов филогенетической систематики и эволюционной морфологии. Лекции И. Н. Дроздовой привлекали не только студентов, но также пользовались большой популярностью у аспирантов и преподавателей, коллег по кафедре.

Многообразная педагогическая и экспериментальная работа была организована И. Н. на учебно-исследовательской базе ЛГПИ «Железо» на р. Луге, в 15 км от железнодорожной станции Толмачево, в створе р. Кемки. Эти места издавна привлекали ботаников самой разной специализации (Литвинов, 1914; Бондарцев, 1953; Цвелёв, 2000). На небольшой территории по профилю речной поймы расположены разнообразные природные комплексы: пойменные дубравы и луга, песчаные боры, притеррасные черноольшаники окаймленные выше по склону полоской теневых широколиственников. Коренной берег покрыт смешанными лесами южнотаежного облика и обширными массивами верховых болот. Соседство, а нередко и причудливое наложение бореальных, неморальных и гипоарктических комплексов являются причиной того, что радиальные флористические маршруты в районе «Железа» и Кемки чрезвычайно познавательны для студентов и весьма увлекательны для специалистов-ботаников.

Летняя практика по статистике высших растений, которой в течение многих лет руководила И. Н., сочеталась с индивидуальной работой студентов. Нередко начатые на биостанции исследования перерастали затем в курсовые и дипломные работы. Главным итогом учебно-исследовательских работ на биостанции «Железо» являлось глубокое знакомство студентов с флорой родного края, формирование их полевых и исследовательских навыков. С другой стороны, данные исследования обогатили знания о флоре и растительности этой интересной территории.



На экскурсии XI(II) съезда РБО (август 2003 г.).

Слева направо: Л. А. Димеева (Алматы), Л. А. Кузнецов, И. Н. Дроздова (Санкт-Петербург), И. Н. Шилова (Курган).

Осенняя учебно-исследовательская работа студентов проходила на биостанции ЛГПИ им. А. И. Герцена в пос. Вырица, где И. Н. Дроздова руководила практикумом по низшим растениям. Территория этой биостанции расположена в излучине р. Оредеж, недалеко от Вырицкого гидроузла. Прибрежные воды здесь отличаются высоким разнообразием улотриксовых и зигнемовых водорослей. Само гидросооружение представляет находку для специалистов по хроококковым синезеленым водорослям, разнообразными слизистыми колониями которых покрыты шлюзы, стены, бетонные опоры. Период осенней практики часто совпадал с дождливой погодой, наиболее благоприятной для сбора эпифитных водорослей и лишайников, грибов, миксомицетов. Следует отметить поразительное владение И. Н. Дроздовой материалом по самым разным группам низших эукариот, знание «в лицо» множества видов водорослей, лишайников, грибов. В лаборатории свежесобранный материал изучался студентами под умелым руководством И. Н. Некоторые из них, открыв тогда для себя удивительный мир бессосудистых растений, не захотели расставаться с ним в дальнейшем. Вне всяких сомнений, все, учившиеся ботанике у И. Н. Дроздовой, ей глубоко благодарны.

С 1996 г. И. Н. Дроздова работает в Ленинградском государственном областном университете. Наряду с преподаванием и развитием методики преподавания ботаники в вузах И. Н. принимает активное участие в рецензировании и оппонировании диссертационных работ по ботанике и микологии, выступает на конференциях с докладами. Удивительной чертой Ирины Николаевны является гармоничное сочетание спокойствия, научной принципиальности и проницательности, чертой, вселяющей уверенность в ее учеников и последователей.

Поздравляя Ирину Николаевну с юбилеем, мы желаем ей счастья, здоровья, новых творческих планов и свершений. Пусть благодатные семена, посаженные Вами, расцветают новыми учениками. Будьте счастливы на радость ученикам, друзьям и коллегам, во славу отечественной и мировой науки!

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бондарцев А. С. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М.; Л., 1953. 1106 с.

Дроздова И. Н. О возможности определения древесины кордаитовых в шлифах и аншлифах ископаемых углей // Сб. статей по палеонтологии и биостратиграфии. Л., 1962. Вып. 28. С. 90—92.

Дроздова И. Н. Папоротники типа *Psaronius* в исходном материале мезозойских углей // Литология и полезные ископаемые. 1966. № 4. С. 297—300.

Дроздова И. Н. Исходный растительный материал нижнемеловых углей Оленекского района Ленского бассейна // Состав и происхождение органического вещества осадочных толщ Арктики. Л., 1973. С. 56—85.

Дроздова И. Н., Корженевская Е. С., Лапо А. В. О фитералах средне- и верхнекарбоновых углей Донецкого бассейна // Осадконакопление и генезис углей карбона СССР. М., 1971. С. 230—239.

Дроздова И. Н., Лапо А. В., Михелис А. А. Фитеральный анализ ископаемых углей // Современные задачи палеонтологии и биостратиграфии в развитии минерально-сырьевой базы. Л., 1984. С. 99—104.

Дроздова И. Н., Лапо А. В. Фитералы гумусовых углей // Сб. науч. тр. ЛГОУ. СПб., 2001. С. 79—88.

Залесский М. Д. Очерк по вопросу образования угля. Пг., 1914. 98 с.

Литвинов Д. И. Следы степного послеледникового периода под Петроградом // Тр. Бот. музея Имп. акад. наук. 1914. Вып. 12. С. 246—269.

Михелис А. А., Дроздова И. Н. Петрографические особенности бурых углей с промышленным выходом монтан-воска // Геологический журнал. 1979. Т. 39. № 2. С. 28—37.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Запада России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

Cady G. H. Modern concepts of physical constitution of coal // J. Geol. 1942. Vol. 50. P. 336—356.

Lapo A. V., Drozdova I. N. Phyterals of humic coals in the USSR // Int. J. Coal Geol. 1989. Vol. 12. P. 477—510.

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 58 : 061.231

© О. А. Семихатова, Т. Г. Маслова

К 50-ЛЕТИЮ СЕКЦИИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ФИЗИОЛОГИИ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

O. A. SEMICHATOVA, T. G. MASLOVA. ON THE 50TH ANNIVERSARY OF THE ECOPHYSIOLOGICAL SECTION OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 15.06.2005

В 1953 г. во Всесоюзном Ботаническом обществе была организована секция физиологии и биохимии растений. Ее организатор С. Д. Львов обосновал важность образования такой секции тем, что в Ленинграде много физиологов растений, работающих в разных учреждениях: на кафедре физиологии и биохимии Ленинградского государственного университета (ЛГУ), в лаборатории того же профиля в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН), в Агрофизическом институте (АФИ), в Ленинградском педагогическом (ЛГПИ) и Сельскохозяйственном институтах (ЛСХИ). Центральный институт физиологии растений (ИФР) находится в Москве. На третьем заседании новообразованной секции, где присутствовали руководители перечисленных лабораторий, председателем секции был утвержден заведующий кафедрой ЛГУ, член-корреспондент АН СССР, профессор Сергей Дмитриевич Львов, а секретарем — кандидат биологических наук О. А. Семихатова (сотрудница БИН).

Сергей Дмитриевич Львов (1879—1959) был активным членом Ботанического общества с первых лет его существования, входил в Совет общества, печатался в Ботаническом журнале, позднее был членом его редколлегии.

На том же, третьем заседании Секции 19 января 1954 г. С. Д. Львов сформулировал основные направления работы секции. Это прежде всего объединение физиологов с тем, чтобы способствовать развитию физиологии и биохимии растений. Были намечены цели организации секции и направления ее работы.

1. Периодические заседания с докладами о ведущихся в отдельных лабораториях исследованиях.

2. Приглашение к обсуждению проблем физиологии и биохимии растений специалистов других городов, в том числе Москвы.

3. Особое внимание необходимо уделять молодым специалистам — аспирантам, дипломантам, соискателям, приглашая их с докладами об их исследованиях.

4. Организация рабочих совещаний и симпозиумов по наиболее актуальным проблемам физиологии и биохимии растений.

5. Обсуждение новых публикаций — монографий, учебников.

Этим указаниям все годы следовала секция в своей работе. В связи с развитием физиологии и биохимии намечались новые задачи. Так, появилась необходимость

критического обсуждения и помощи в освоении новых методов изучения жизнедеятельности растений.

В 1959 г. после кончины С. Д. Львова председателем секции стал Илья Николаевич Коновалов (доктор биологических наук, зав. лабораторией роста и развития растений БИН), а секретарем секции осталась О. А. Семихатова. В 1976 г. в качестве председателя была утверждена О. А. Семихатова (доктор биологических наук), а секретарем — Т. Г. Маслова (кандидат биологических наук, БИН).

В 1988 г. по инициативе А. Т. Мокроносова в Москве было организовано Всесоюзное Общество физиологов растений (ВОФР) с отделением в Ленинграде. Возник вопрос о возможности слияния нашей секции и этого отделения. Однако в эти годы уже обозначилось деление физиологии растений на экологическую и молекулярно-биологическую. О. В. Заленский неоднократно подчеркивал значимость экологической физиологии и важность существования секции, придерживающейся в последние десятилетия такого направления, именно в Ботаническом обществе. Было решено сохранить секцию, дав ей название «Секция экологической физиологии». Эколого-физиологическая направленность работы секции поддерживалась как приглашениями определенных докладчиков, так и выбором лиц, заявляющих о желании рассказать о своих работах. Следует отметить ценную помощь со стороны членов президиума РБО, О. В. Заленского и позднее Ю. В. Гамалея, активно участвующих в работе секции.

Подводя итоги работы секции за 50 лет, остановимся несколько подробнее на первом десятилетии. В этот период было 2 всесоюзных съезда Ботанического общества, в работе которых наша секция принимала активное участие. Это отражено в отчетах Съездов на страницах Ботанического журнала, где указаны и принятые на секции резолюции о том, какие направления исследований по физиологии растений требуют особого внимания и развития (Хроника, 1957; Василевич, Голубкова, 1984).

Периодические заседания секции проводили, как правило, 6 раз в году, т. е. ежемесячно в зимний период, с освобождением летних месяцев для проведения полевых исследований. О характере заседаний — о темах докладов и участниках их активного обсуждения — можно судить по подробному описанию работы секции в 1956 г., опубликованному в Ботаническом журнале (Семихатова, 1957). На 12 заседаниях докладчиками были молодые специалисты, на 10 — физиологи из других городов: Казани, Душанбе, Минска, Краснодара, но большинство из Москвы. 3 заседания были совместными с секциями альгологии и морфологии. По тематике доклады этого периода распределялись так: 1-е место занимал фотосинтез, 2-е — рост и развитие, 3-е — дыхание. Большое внимание к проблеме фотосинтеза объяснялось серьезными успехами в эти годы в расшифровке механизма этого процесса с помощью метода меченых атомов (C^{14}) и появлением нового средства исследования углекислотного газообмена — чувствительных газоанализаторов. В какой-то мере тематика заседаний отразила и большое участие в работе секции сотрудников лабораторий фотосинтеза БИНа, а также специалистов БИНа и АФИ по росту и развитию.

Ряд заседаний следует отметить особо. Так, в 1955 г. специальное заседание было посвящено разбору нового учебника по физиологии растений Б. А. Рубина. Серьезные критические замечания, сделанные на секции, и опубликованный затем отзыв С. Д. Львова способствовали скорому появлению второго улучшенного издания учебника.

Многолюдными с живым обсуждением были заседания с обзорными докладами по новейшим вопросам физиологии: Т. М. Бушевой об исследованиях на изолиро-

ванных митохондриях (1958 г.) и О. Н. Кулаевой о новом гормоне растений — кинетине (1964 г.). Интерес вызывали отчеты-рассказы о редких в те годы поездках наших ученых за рубеж: А. А. Шахова — в США, М. Г. Николаевой — в ГДР, И. Н. Коновалова — в Польшу, К. Т. Сухорукова — в Англию. Иногда на заседаниях выступали наши зарубежные коллеги, например, Богдан Словик (из Чехословакии) рассказал о работах по фотосинтезу и водному режиму в Институте экспериментальной биологии в Праге.

Серьезное внимание секция уделяла организации рабочих совещаний или симпозиумов. Их состоялось 5. Следует отметить вызвавший наибольший интерес первый в СССР симпозиум по механизму действия ростовых веществ (1958 г.) (на котором большинство докладчиков составляла молодежь), а также совещание по методике количественной хроматографии продуктов фотосинтеза (1962 г.). Материалы обоих были опубликованы отдельными сборниками.

Члены секции принимали активное участие в годичных собраниях ВБО. Так, докладчиками на таких собраниях были А. Л. Курсанов (1957 г.) и М. Я. Школьник (1964 г.). В январе 1964 г. состоялось заседание памяти С. Д. Львова, на котором выступали С. В. Солдатенков, В. В. Пиневич, О. В. Заленский.

Следующее десятилетие секция продолжала работу в том же ритме, по 6 заседаний в год. На 7 заседаниях молодые специалисты докладывали результаты своих работ. С обзорными лекциями выступали А. Х. Лайск и А. Т. Мокроносов по фотосинтезу, В. Н. Жолкевич — по дыханию, С. Б. Мошков — по продуктивности растений. Приезжали физиологи из Киева, Казани, Свердловска, Москвы. Л. Х. Наабер из Ташкента прочла доклад о пигментах пустынных растений Кызылкумов (1969 г.). Экологическая направленность была и в докладе Т. К. Горышиной и М. Б. Митиной о фотосинтезе дубравных растений (1970 г.). Вопросы физиологии культурных растений также рассматривались на заседаниях секции, например, в докладе В. А. Кошкина о фотосинтезе яровых пшениц.

Рассказов о поездках за рубеж было мало. О. В. Заленский (1970 г.) поделился впечатлениями о Международном ботаническом конгрессе в Сиэтле (США). Часть прочитанных на заседаниях секции докладов приведена в Ботаническом журнале (Алексеев, 1973).

Связь работы секции с развитием физиологии растений отражена в тематике заседаний. Так, в связи с растущим интересом биологов к математическому моделированию был приглашен Л. А. Фукшанский (1970 г.), который прочел лекцию «Что может дать математика физиологам растений». Следует отметить также доклад В. В. Полевого «Об успехах и неудачах при изучении действия гормонов». Секция уделяла внимание и методам физиологических исследований. Например, специальное заседание было посвящено методам работы с изолированными хлоропластами как способу изучения механизма фотосинтеза.

Из симпозиумов следует отметить состоявшийся 24—26 мая 1966 г., посвященный фотопериодизму, на котором докладчиками выступали сотрудники АФИ. Заседаний, совместных с другими секциями, было 2, одно из них — памяти Л. А. Иванова — с Лесотехнической академией.

Уже в 1973 г. началась подготовка к XII Международному ботаническому конгрессу в Ленинграде (1975 г.). Многие члены нашей секции принимали в ней активное участие (Заленский, Семихатова, 1976). Что касается работы секции в последующие годы, то она отличалась несколькими чертами. Больше было докладов с тематикой общего плана, например, по интеграции биологических систем, по управлению процессами жизнедеятельности и т. д. В какой-то мере это отражало влияние Международной биологической программы, в рамках которой рассматри-

вались общие вопросы жизни биосферы. В таком ключе были доклады Л. Н. Белла по энергетике фотодыхания (1977 г.), Д. М. Гродзинского о системах прочности у растений (1980 г.). Но проводились заседания и по более «узкой» тематике. Например, состоялся доклад П. А. Комарицкого (г. Мелитополь) о дыхании почек древесных растений в осенне-зимний период.

Другой особенностью работы секции в конце 1970-1980-х годов было большое число рабочих совещаний. В 1977 г. много специалистов (из 7 городов) собралось на совещание «Мезоструктура и функции фотосинтетического аппарата». Ведущими докладчиками были основатель этого направления А. Т. Мокроносов, а также Ю. Л. Цельникер и Т. К. Горышина.

В 1977 г. был проведен опыт выездного заседания секции по приглашению Полярно-альпийского сада-института. Оно проходило в г. Кировске (Мурманской обл.) 22—25 июня. Обсуждались итоги и перспективы изучения у северных растений фотосинтеза (А. Т. Мокроносов, А. А. Шлык, В. И. Пьянков, О. В. Заленский), пигментов пластид (Л. М. Лукьянова, Т. Г. Маслова, Е. Ф. Марковская), дыхания (О. А. Семихатова, Т. И. Иванова, Н. Ю. Политова) (Маслова, 1978).

В 1981 г. в результате большой организационной работы состоялось 1-е за многие годы совещание по проблемам дыхания (17—19 февраля). Необходимость собрать специалистов этого профиля диктовалась появлением нового перспективного подхода к изучению роли дыхания в продукционном процессе растений. Обсуждать это приехали физиологи из 15 городов. Подводились итоги начавшихся работ с новым подходом (разделением дыхания на функциональные составляющие), намечались планы на будущее. Было решено проводить совещания по проблеме «Дыхание и продукционный процесс» каждые 2 года. Учитывая уже имеющийся опыт организации выездных заседаний, следующее совещание было проведено совместно с Тимирязевской с/х академией в Москве (22—24 марта 1983 г.) (Семихатова, 1984). В организации 3-го совещания на ту же тему участвовали сотрудники Института физиологии растений АН УССР. Оно было проведено в Чернигове (13—17 мая 1985 г.). 4-е состоялось по приглашению Института биологии Коми ФАНСССР в Сыктывкаре (10—12 марта 1987 г.).

Большое значение имело общее собрание ВБО 7 июня 1977 г., посвященное 100-летию со дня рождения С. П. Костычева. В нем участвовали сотрудники кафедры физиологии и биохимии ЛГУ (С. В. Солдатенков, В. В. Полевой), Института физиологии растений (А. Л. Курсанов) и БИНа (О. В. Заленский). В. В. Полевой предложил проводить ежегодные чтения памяти С. П. Костычева, подобные Тимирязевским чтениям в Москве. Это предложение было принято с энтузиазмом. С тех пор Костычевские чтения — это торжественные общие собрания физиологов Ленинграда—Петербурга, на которые приезжают специалисты из других городов (Полевой, Маслова, 1986). Авторами лекций выступали ведущие специалисты нашей страны: в 1982 г. — М. Х. Чайлахян, в 1983 — А. А. Ничипорович, в 1988 г. — О. Н. Кулаева, В. В. Полевой (1990 г.) и др.

Особенностью работы секции в эти годы было проведение большого числа заседаний, посвященных памяти крупнейших физиологов нашей страны. Многолюдные собрания были по поводу 90-летия со дня рождения (1979), а затем 100-летия (1989) Д. А. Сабинина. В 1980 г. отмечали 100-летие со дня рождения И. А. Максимова, а в 1981 г. — Ф. Д. Сказкина, в 1982 — Н. Г. Холодного, в 1984 — Н. Н. Иванова (совместно с ВИРом), в 1988 — В. А. Бриллиант. Отмечали также 150-летие со дня рождения И. П. Бородина (1988), и в 1989 — Н. С. Фаминцина. Теплыми словами вспоминала М. Т. Чайка (1983) Е. Р. Гюббенет в связи со 100-летием со дня рождения. Эти заседания были не только данью памяти и уваже-

ния к учителям, на них рассматривалось и современное состояние разрабатываемых ими проблем.

На обычные ежемесячные заседания секция, как и ранее, стремилась приглашать молодых специалистов. Однако в эти годы их было мало (6). По числу всех прошедших заседаний 1-е место занимали посвященные фотосинтезу, 2-е — структуре и функции пластидного аппарата и устойчивости растений по отношению к внешним факторам. По 2—3 доклада были посвящены вопросам минерального питания и проблеме развития растений.

На VII Делегатском съезде ВБО (1983 г.) нашей секции была особо указана как первоочередная задача — улучшение приборного обеспечения экологофизиологических работ. За рубежом в это время появились новые газоанализаторы для изучения газообмена и водного режима растений в условиях их естественного произрастания.

В 1985 г. секцией совместно с лабораторией фотосинтеза БИНа была организована научная сессия, посвященная памяти О. В. Заленского. Заседания этой сессии были многолюдными и оживленными. С докладами выступали как ленинградские физиологи, так и гости из других (19) городов. Тепло говорили о О. В. Заленском как о человеке, высоко оценивали его научную школу экологической физиологии, которую прошли многие специалисты из разных городов и республик Советского Союза. Сотрудники Лаборатории фотосинтеза БИН докладывали о результатах их исследований последних лет (Семихатова, Маслова, 1986).

Экологическая направленность работы секции была отражена в тематике не только ежемесячных заседаний, но и на Костычевских чтениях. Примером может быть доклад Е. Ф. Марковской, посвященный анализу одновременного влияния света и температуры на развитие растений (1989 г.). Темой доклада Костычевских чтений 1986 г. (докладчик С. Н. Дроздов) была «Эколого-физиологические аспекты формирования терморезистентных растений». Кроме того, проводились заседания, тематика которых была на стыке физиологии с другими отраслями ботаники. Это особенно проявилось к концу 1990-х годов, что видно и по темам Костычевских чтений. Примером могут быть доклады Ю. В. Гамалея «Транспортная система растений» (2000 г.) и В. Б. Иванова «Клеточная организация роста корня» (2001 г.). В эти годы большинство заседаний были проведены совместно с другими секциями и/или РОФРом (Российским Обществом физиологов растений).

Описывая работу секции на границе двух столетий, надо указать ее новые характерные черты (часть которых уже намечалась). Так, взаимодействия растений с факторами среды — предмет экологической физиологии — все сильнее изучаются на молекулярном уровне. Особую роль при анализе стрессов стали придавать активным формам кислорода. Это отразилось в тематике заседаний и Костычевских чтений. Так, в 1992 г. состоялся доклад Л. Н. Логиновой «Свободнорадикальное окисление у растений». В 1993 г. В. В. Кузнецов прочел лекцию о молекулярных механизмах адаптации растений.

В настоящее время в центре внимания молекулярной биологии стала проблема передачи сигнала, вызываемого факторами внешней среды и/или гормонами. На Костычевские чтения секция приглашала специалистов с обзорными лекциями. Так, И. А. Тарчевский читал: «Сигнальные системы клеток растений в условиях стресса» (1999 г.), Г. В. Новикова — «Рецепция этилена и трансдукция его сигнала: от мутанта до молекулы» (2003 г.).

На работу секции повлияли и серьезные изменения, произошедшие в нашей стране. За рубежом оказались Таджикистан, Узбекистан, Белоруссия и Прибалтика, где успешно проводилась работа по экологической физиологии, где продол-

жали исследования многие ученики и последователи О. В. Заленского, Д. И. Сапожникова, В. Я. Александрова. Это привело к значительному уменьшению числа докладов о физиологических особенностях растений разных биомов. Также стало меньше докладов эколого-физиологической направленности на организменном уровне. И в них, как например в Костычевском чтении С. Н. Шереметьева (2003 г.) о структурно-функциональной организации водного обмена травянистых растений, получили большое развитие компьютерные программы анализа материала. Обсуждаются также эколого-физиологические проблемы, связанные не с отдельными видами растений, а с растительными сообществами — доклад Н. Ю. Шмаковой (г. Кировск, 2005 г.) «Углеродный цикл в сообществах горной тундры Хибин».

По-прежнему, лидирующее положение занимают заседания, посвященные вопросам изучения фотосинтеза. Однако и в них можно заметить новые черты. Усиливается изучение структурно-функциональных особенностей фотосинтетического аппарата. Примерами могут служить доклад Ю. В. Гамалея «Новые подходы в структурно-функциональных исследованиях высших растений» (1997 г.), а также Костычевское чтение Е. В. Вознесенской «Структурные основы C_4-фотосинтеза» (2004 г.). Подобные доклады, проходящие на совместных заседаниях с секцией анатомии и морфологии, вызывают большой интерес и активное обсуждение.

Как особенность работы секции последних лет следует отметить, что в связи с большим числом поездок физиологов за рубеж чаще стали заседания с рассказами о проходивших там (и в других городах России) совещаниях. Так, в 1995 г. заслушивали информацию о Международном конгрессе по фотосинтезу (Франция), Международном съезде «Транспорт ассимилятов» (Англия), конференции «Дерево» (Франция), Конгрессе по проблемам анаэробиоза (Финляндия). В 1999 г. состоялся доклад о съезде Российского общества физиологов (Москва, 4—9 октября 1999 г.). В 2001 г. заслушали сообщение о 2 международных конференциях, состоявшихся в октябре месяце в Сыктывкаре и в Москве. Традиционно отмечались специальными заседаниями даты, связанные с именами известных физиологов прошлого. Так, 14 июня 1991 г. состоялось заседание памяти Д. И. Сапожникова (80-летие со дня рождения), собравшее более 50 его учеников и последователей из разных городов страны — Минска, Москвы, Киева, Душанбе, Риги, Петрозаводска, Пущино, Кировска. Через 10 лет — 27 сентября 2001 г. — на заседании секции отмечали 90-летие со дня его рождения. К этой дате ученики Сапожникова и коллеги по лаборатории издали памятную брошюру и фотоальбом о жизни и творчестве Д. И. Сапожникова. 100-летие со дня рождения В. И. Эсау было отмечено на совместном заседании с секцией анатомии и морфологии. На таких торжественных заседаниях говорилось о реализации и развитии идей юбиляров на современном уровне.

Заканчивая обзор работы секции отметим, что за отчетный период в 50 лет было проведено более 300 заседаний: в среднем по 6 в год, в последнее время по 7—8 в год. Костычевских чтений было 26. Они собирали аудиторию иногда более, чем в 100 человек. На них приезжали специалисты из многих городов.

Думая о будущем нашей секции хочется пожелать, чтобы в ней сохранялись сложившиеся добрые традиции и в последующие годы продолжала бы развиваться творческая активность и взаимосвязь исследователей экологической физиологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В. А. Во Всесоюзном ботаническом обществе // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 1049—1050.

Василевич В. И., Голубкова Н. С. Во Всесоюзном ботаническом обществе // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 1. С. 121—128.

Заленский О. В., Семихатова О. А. О работе XII Международного ботанического конгресса // Физиол. раст. 1976. Т. 23. Вып. 1. С. 216.

Маслова Т. Г. Рабочее совещание по ассимиляционной деятельности растений Заполярья (г. Кировск Мурманской обл., 22—25 июня 1977 г.) // Бот. журн., 1978. Т. 63. № 3. С. 465—467.

Полевой В. В., Маслова Т. Г. Костычевские чтения // Физиол. раст. 1986. Т. 33. № 5. С. 1039.

Семихатова О. А. Во Всесоюзном ботаническом обществе // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 5. С. 821—823.

Семихатова О. А. Второе рабочее совещание по проблеме «Роль дыхания в продукционном процессе растений» // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 1. С. 114—117.

Семихатова О. А., Маслова Т. Г. Совещание, посвященное памяти О. В. Заленского // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 7. С. 977—979.

Хроника. О работе Всесоюзного ботанического общества за 1950—1957 гг. и его дальнейших задачах // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 11. С. 1734—1737.

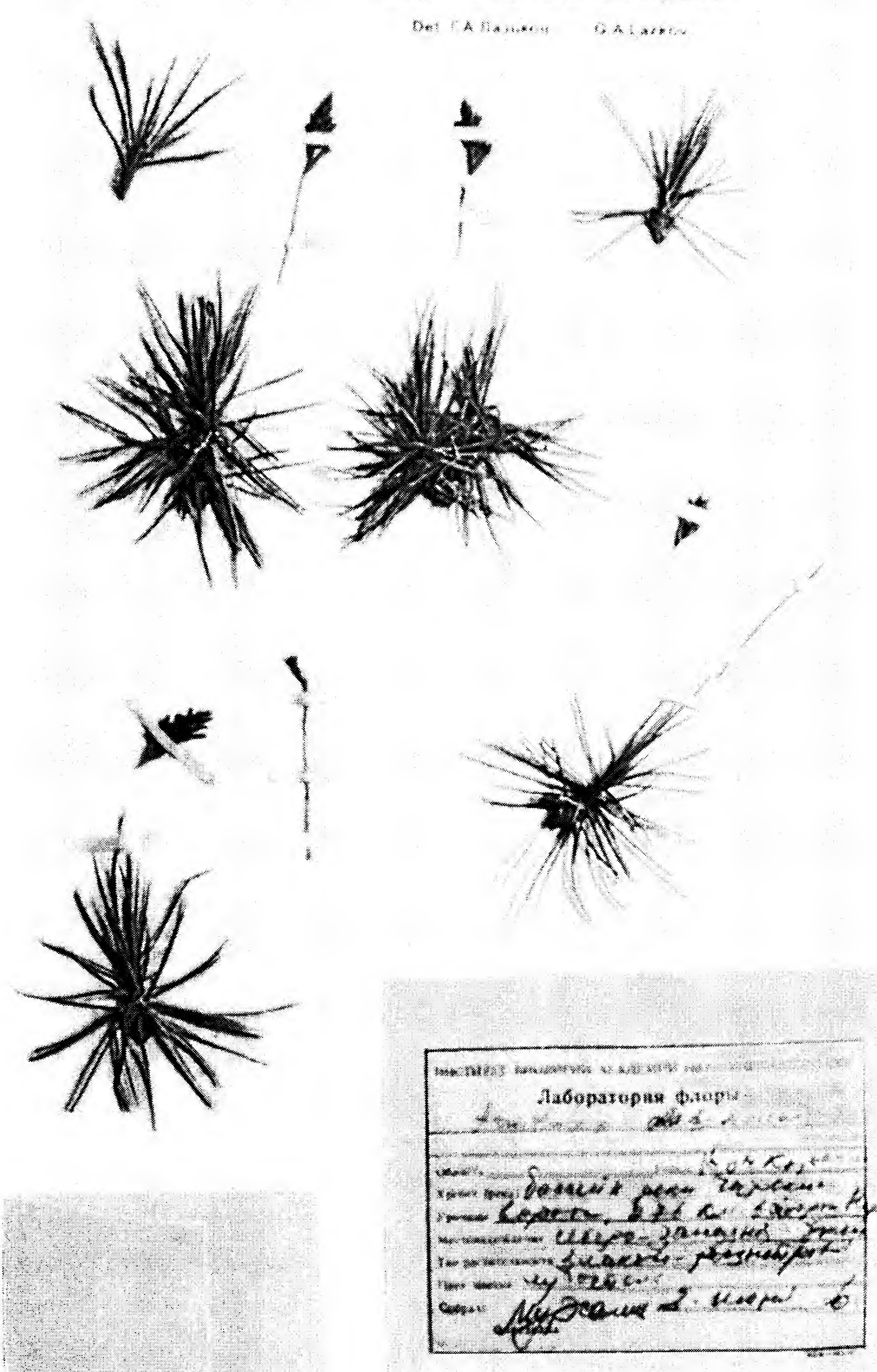


Таблица. Типовой образец *Acantholimon narynense* Lazkov.

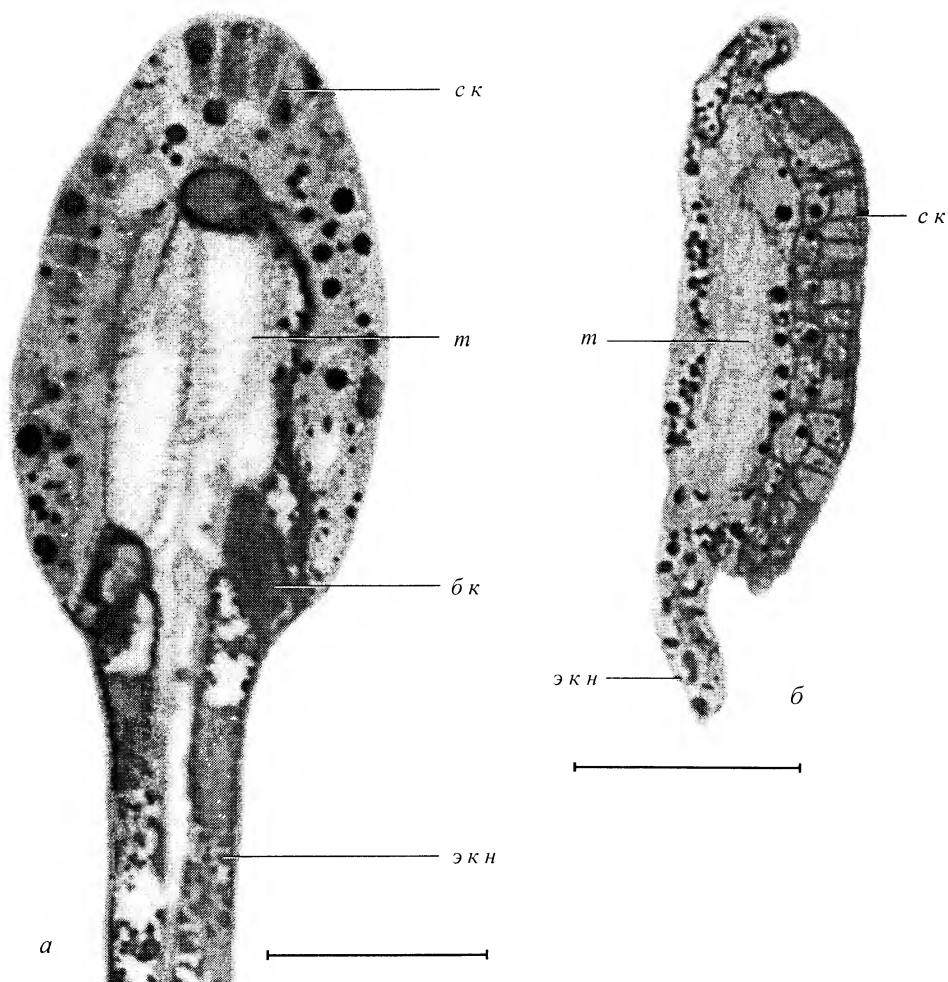


Таблица I. Продольный срез головки железистых волосков у представителей видов *Drosera*.

а — радиально симметричная головка волоска в центральной части листовой пластинки у *D. burmannii* (секция *Thelocalyx*), *б* — билатерально симметричная головка периферического волоска у *D. spatulata* (секция *Drosera*). *б к* — барьерная клетка, *с к* — секреторная клетка, *т* — трахеида, *э к н* — эпидермальная клетка ножки. Масштабные линейки — 50 μм.

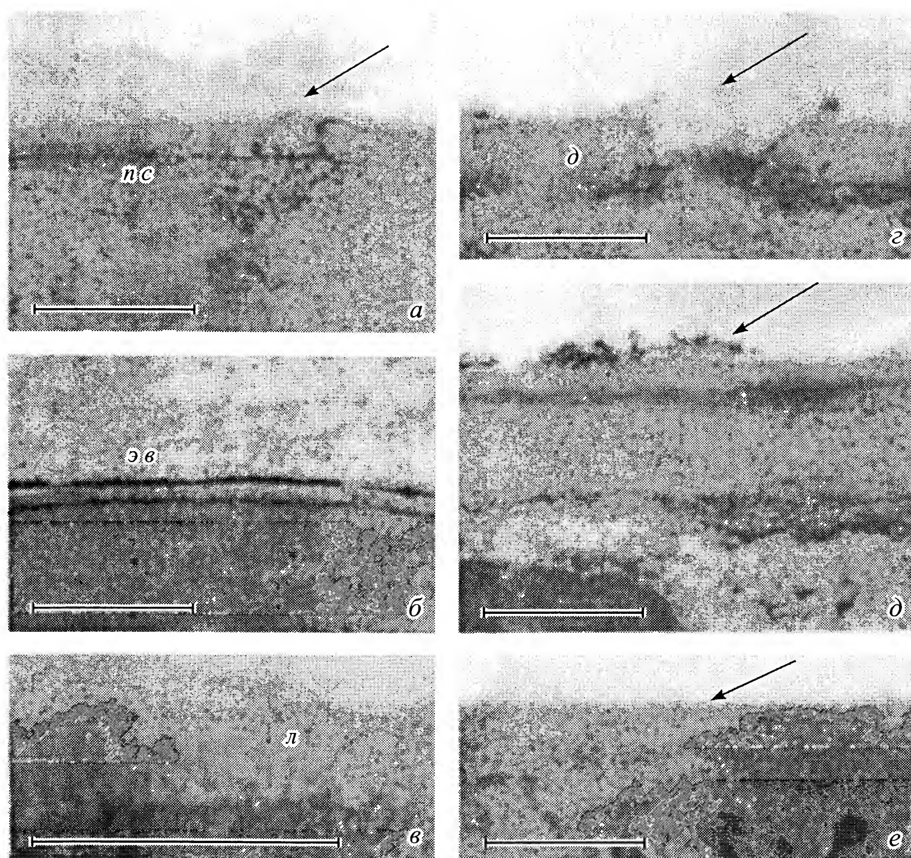


Таблица II. Строение кутикулы секреторных клеток в железистых волосках у представителей рода *Drosera*.

а — *D. capensis*, *б* — *D. dilatatopetiolaris*, *в* — *D. arcturi*, *г* — *D. menziesii*, *д* — *D. peltata*, *е* — *D. brevifolia*. *Стрелками* обозначены поры в кутикуле. *д* — дендриты, *л* — ламеллы, *п с* — пектиновый слой, *э в* — эпикутикулярный воск. Масштабные линейки — 0.5 μм.

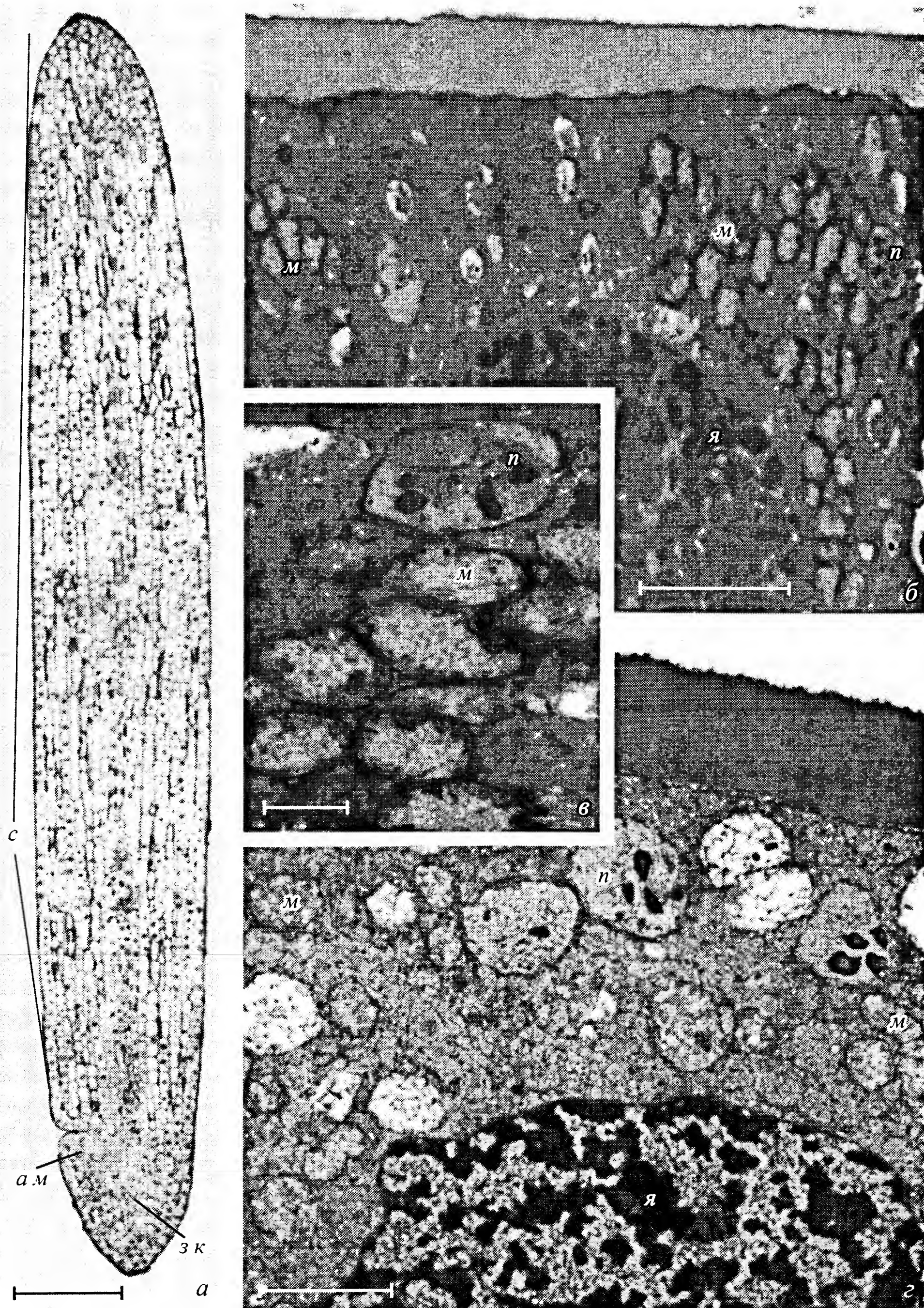


Таблица I. Продольный срез зародыша *Tulipa tarda* после 24 ч замачивания семени в тепле при +22 °С (*а*) и фрагменты продольных срезов клеток эпидермы центральной части семядоли зародыша сухого семени тюльпана (*б*, *в*) и после 24 ч замачивания семени в тепле при +22 °С (*г*).

а м — апикальная меристема побега, *з к* — зародышевый корешок, *м* — митохондрия, *п* — пластида, *с* — семядоля. *я* — ядро. Масштабные линейки, мкм: *а* — 200, *б*, *г* — 2, *в* — 0.5.

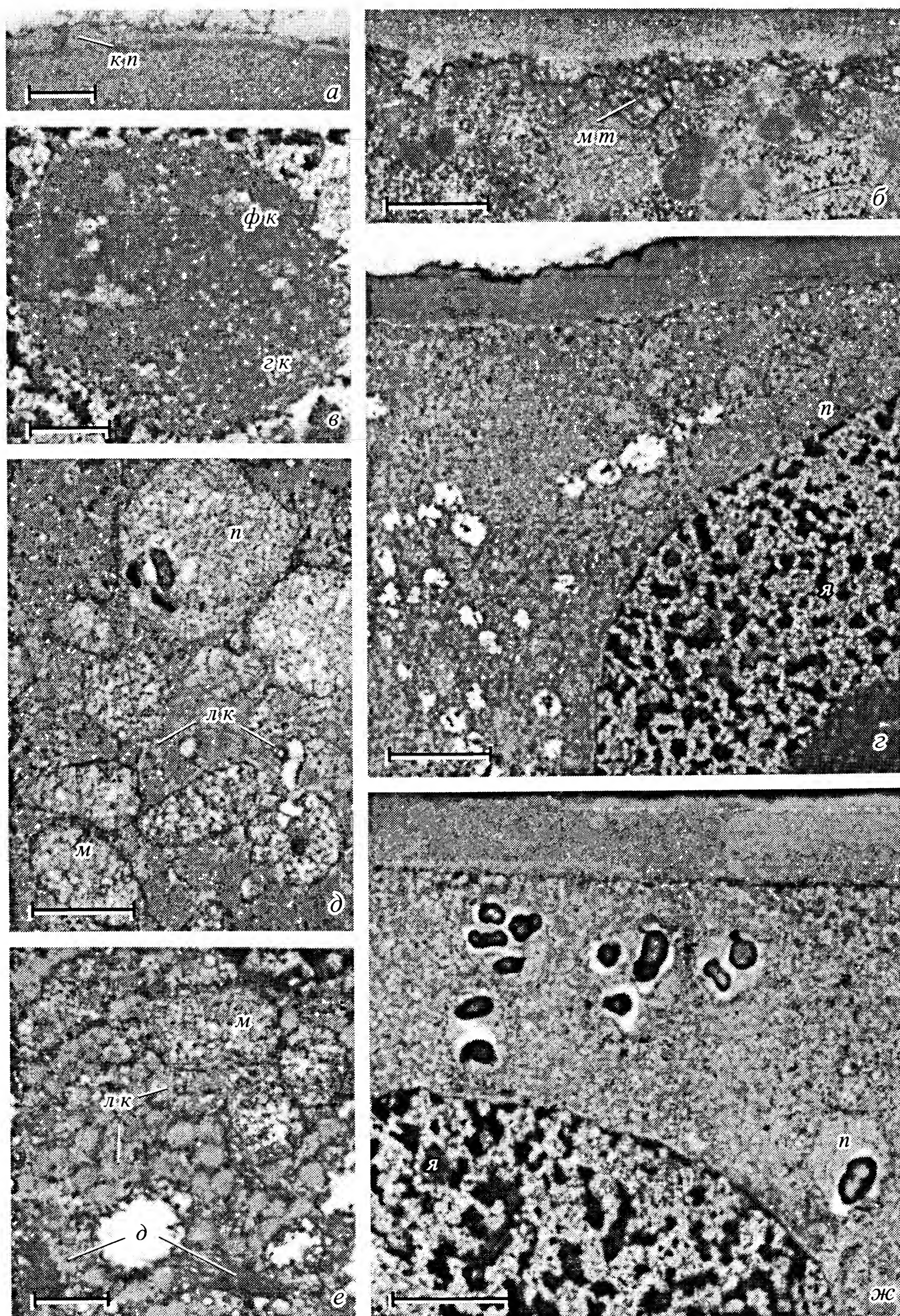


Таблица II. Фрагменты продольных срезов клеток эпидермы центральной части семядоли зародыша семени тюльпана после 72 ч холодной при +3 °C (*а*, *д*, *ж*) и теплой при +22 °C (*б*—*г*, *е*) стратификации.

г к — гранулярный компонент ядрышка, *д* — диктиосома, *к п* — кутикулярная пора, *м т* — мультивезикулярное тело, *л к* — липидная капля, *ф к* — фибриллярный компонент ядрышка. Остальные обозначения те же, что и в табл. I. Масштабные линейки, мкм: *а*, *б* — 0.25; *в*, *е* — 0.5; *д* — 1, *г* — 2.5.

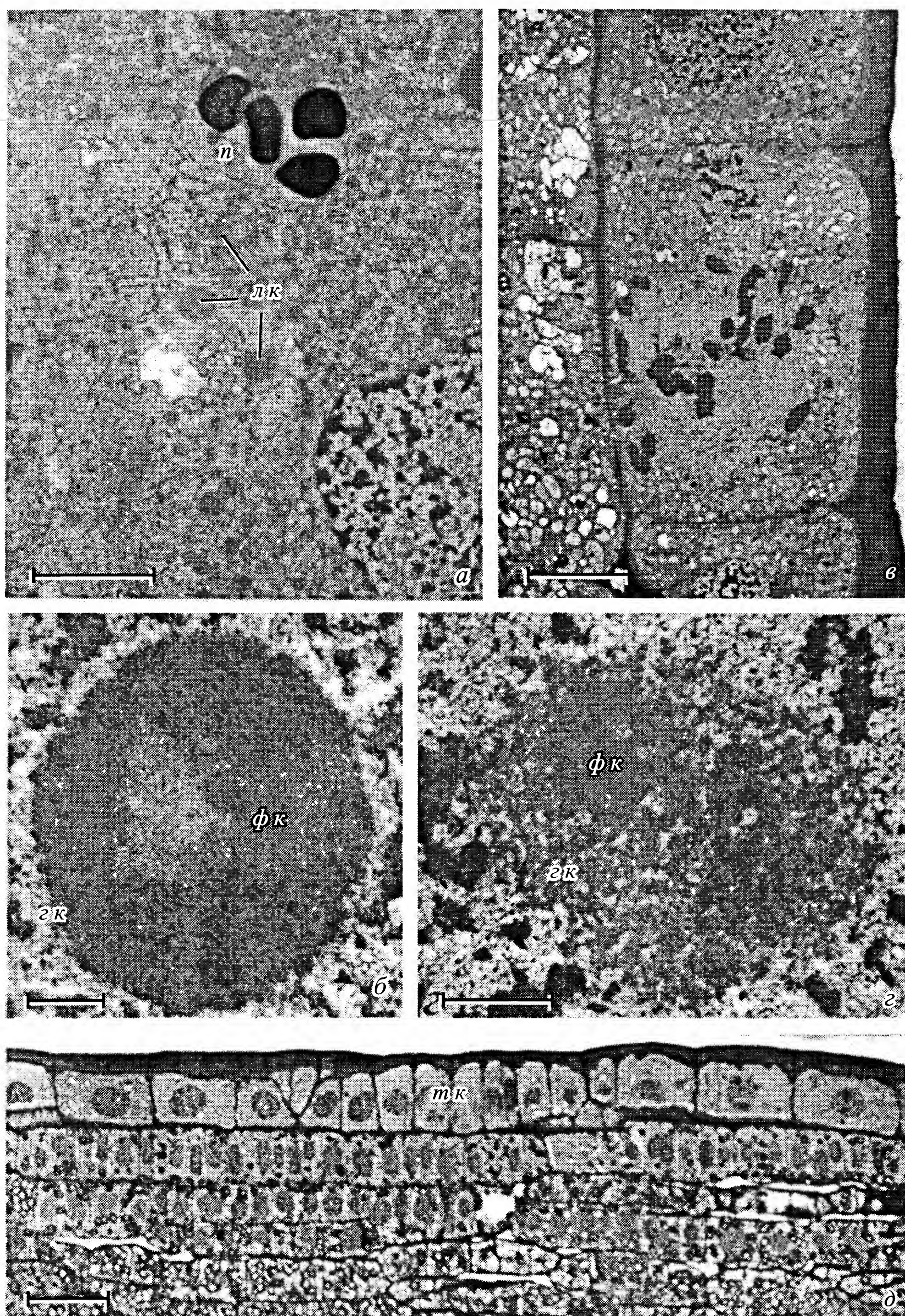
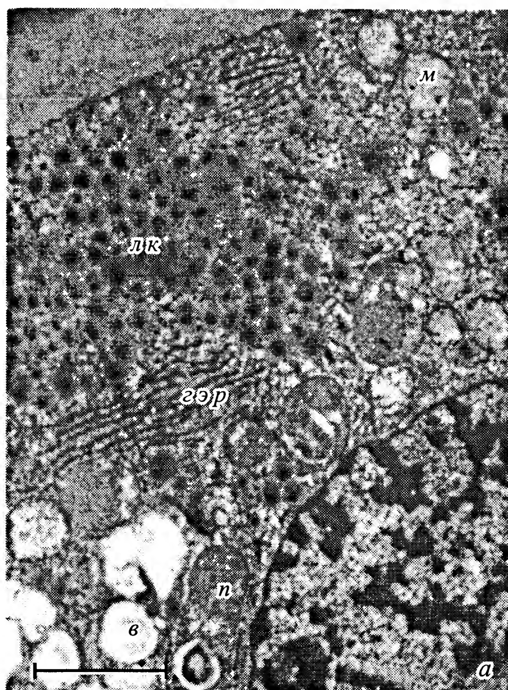


Таблица III. Фрагменты продольных срезов клеток эпидермы центральной части (*а*, *в*, *г*) и у основания (*б*, *д*) семядоли зародыша семени тюльпана после 20 (*а*) и 50 (*б*) дней теплой при +22 °С и 50 дней холодной при +3 °С (*в*, *г*) стратификации и фрагмент продольного среза зародыша (*д*).

т к — таблитчатый комплекс. Остальные обозначения те же, что и в табл. II. Масштабные линейки, мкм: *а* — 2. *б* — 0.5, *в* — 10. *г* — 1, *д* — 25.



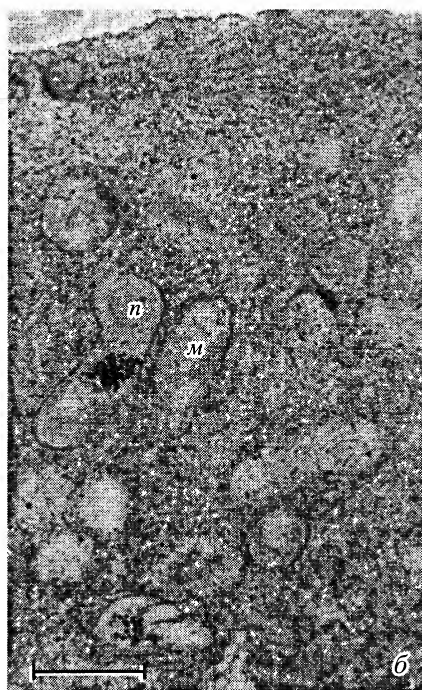


Таблица IV. Фрагменты продольного среза клетки эпидермы центральной части (*а*, *в*) и у основания (*б*) семядоли зародыша семени тюльпана после 60 дней холодной при +3 °C (*а*) и теплой при +22 °C (*б*) стратификации.

в — вакуоль, *г э р* — гранулярный эндоплазматический ретикулум. Остальные обозначения те же, что и в табл. II. Масштабные линейки, мкм: *а*, *в* — 2, *б* — 1.

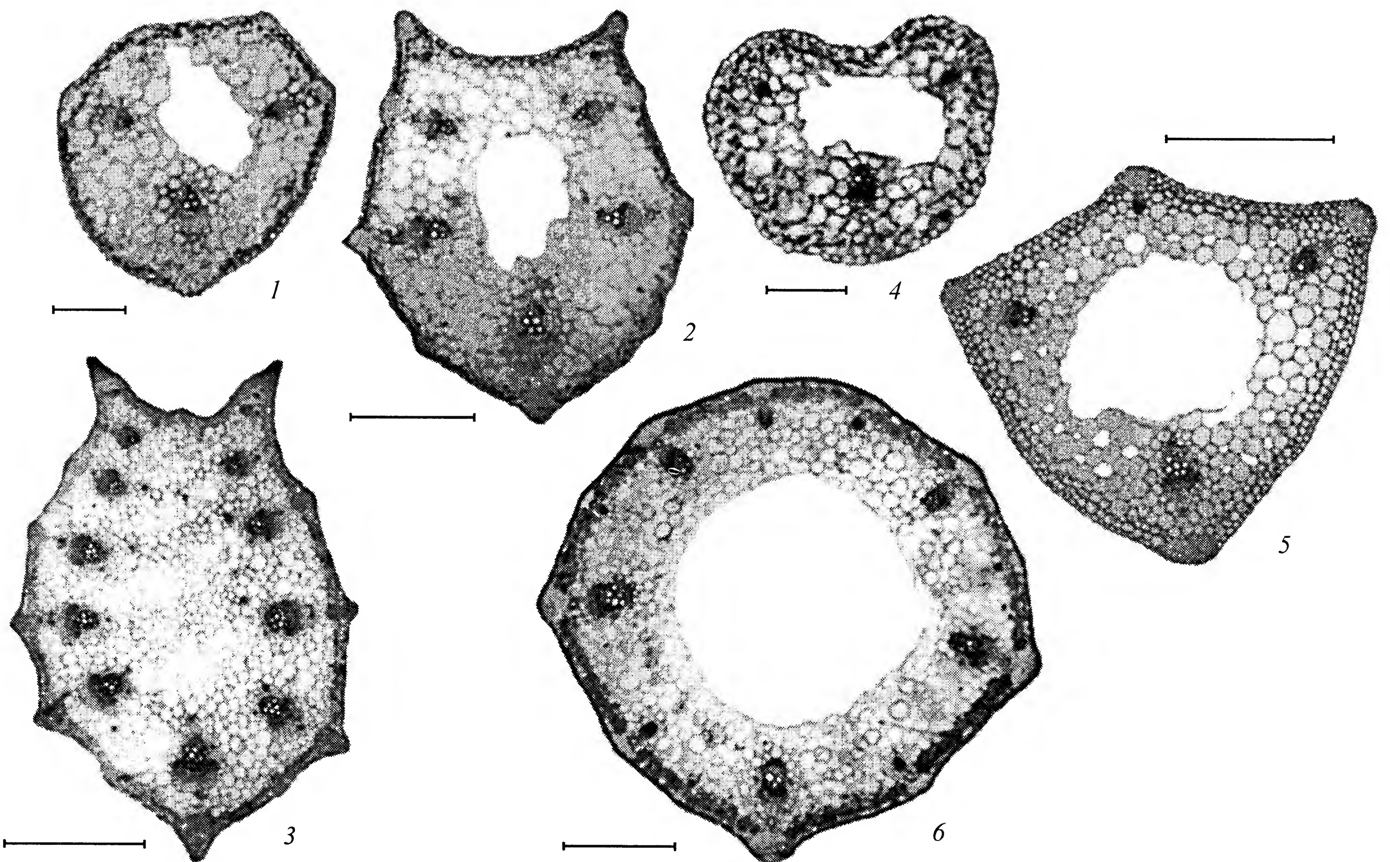


Таблица I. Анатомическое строение черешков разновозрастных листьев.

1—3 — *Sium sisaroideum*; *4—6* — *S. latifolium*: *1, 2, 4, 5* — ювенильные листья; *3, 6* — дефинитивные листья. Масштабные линейки, мм: *1, 4* — 0.1; *2, 3, 5, 6* — 1.

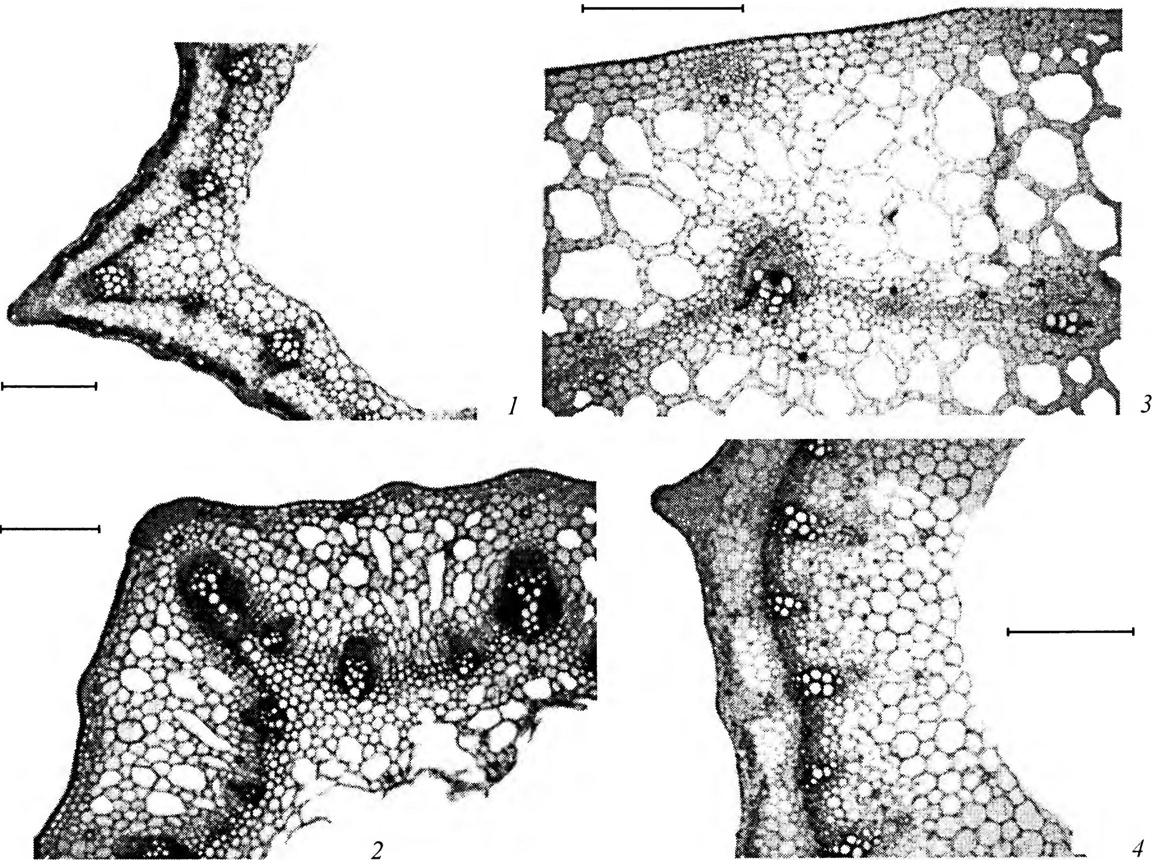
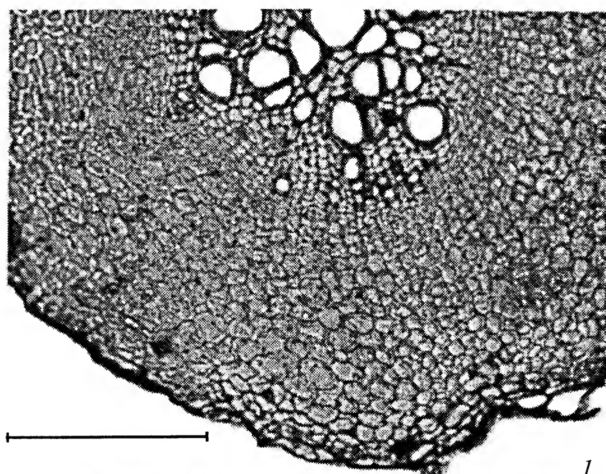


Таблица II. Анатомическое строение междоузлий генеративного побега.

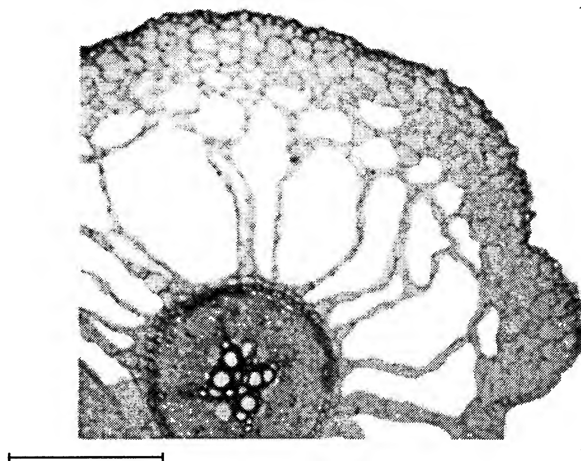
1—3 — *Sium latifolium*: *1* — верхнее надводное; *2* — нижнее надводное; *3* — нижнее, погруженное в воду; *4* — *S. sisaroideum*. Масштабная линейка — 1 мм.



1



2



3

Таблица III. Анатомическое строение придаточных корней.

1, *2* — *S. sisaroideum*: *1* — утолщенный придаточный корень, *2* — периферическая часть с контрактильной зоной. *3* — придаточный корень водной экоформы *S. latifolium*. Масштабная линейка — 0.5 мм.





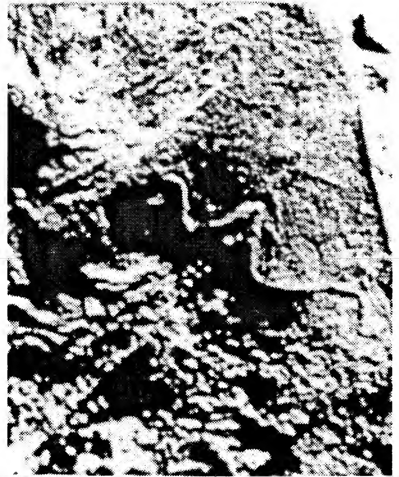






Таблица I.

1—5 — *Excentrodendron* (?) *akkesenicum*, верхний эоцен, Аккезень, кол. 985 (БИН): *1* — голотип, отп. 85; *2—5* — то же, ×3.

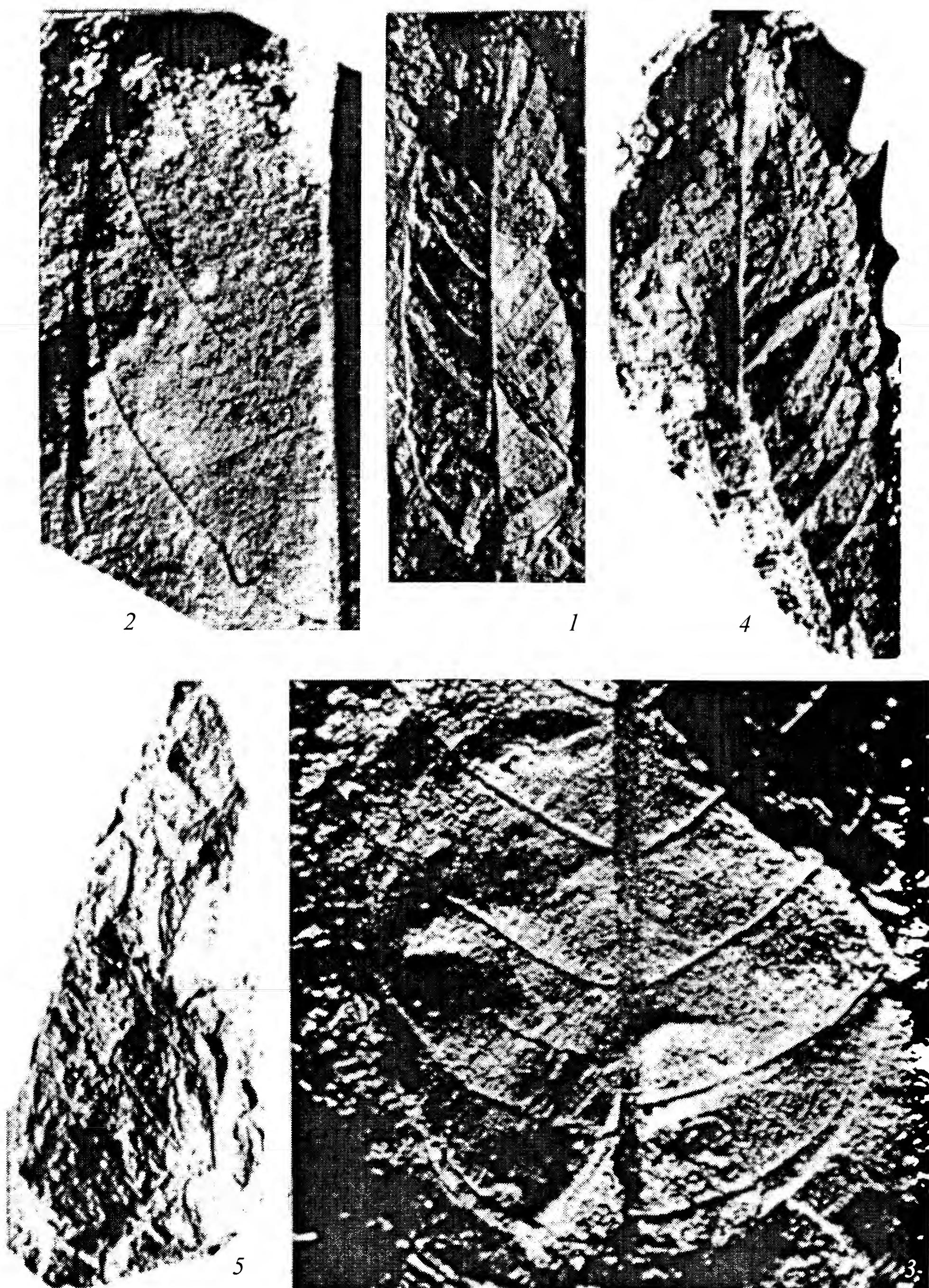


Таблица II.

1—5 — *Dimocarpus zaisanicus*, верхний эоцен, Аккезень, кол. 985: *1* — голотип, отп. 11; *2*, *3* — то же, ×3; *4* — отп. 13; *5* — отп. 6, фрагмент крупного листа.

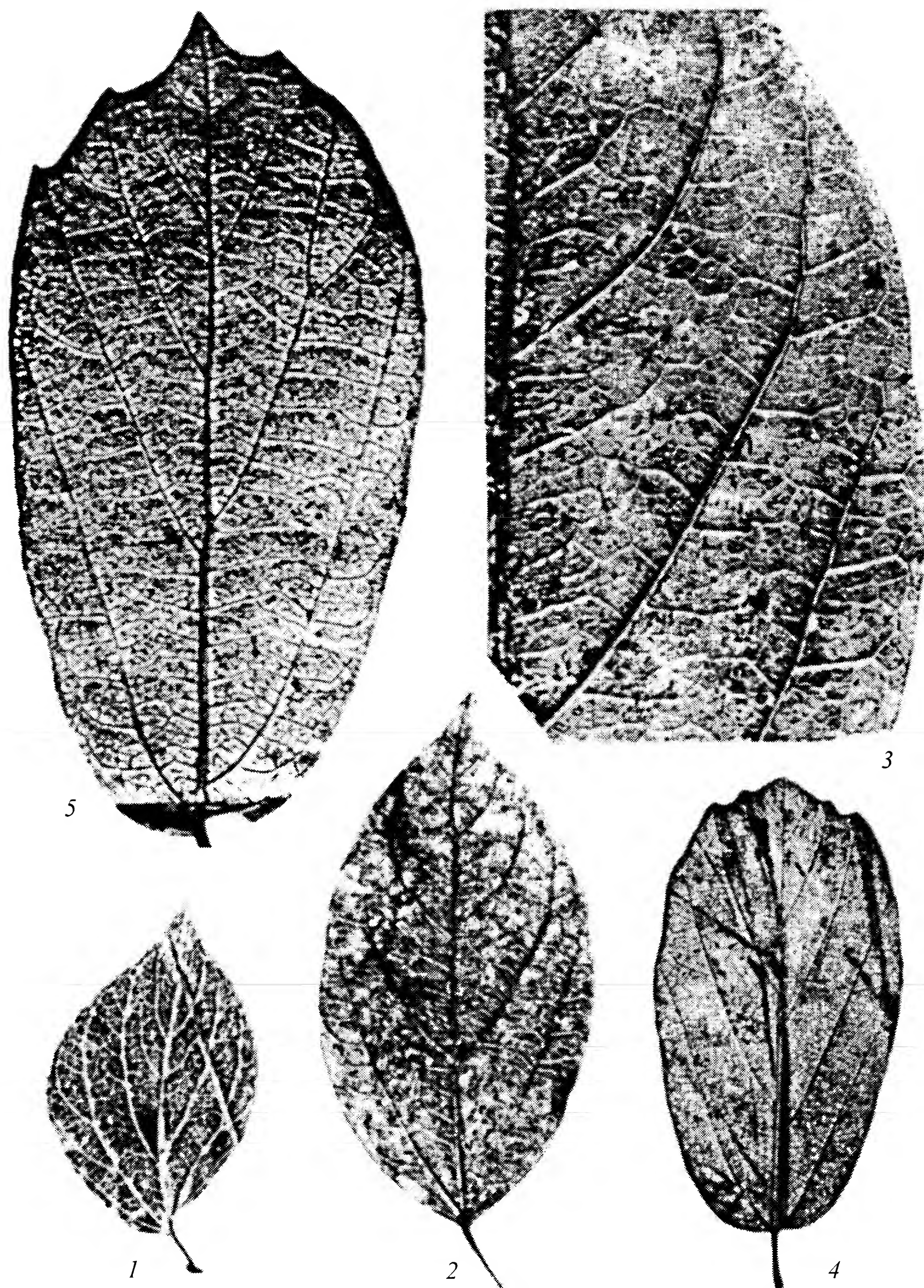


Таблица III.

1 — *Celtis sinensis*, Япония, Mousashi, Oji. 27 Juni 1907; *2—3* — *Acer oblongum*: *2* — China, Hainan, C. S. Fan, Y. Y. Li, № 428, VII 19 1935; *3* — то же, ×3; *4—5* — *Fothergilla gardenii*: *4* — Сев. Америка, лист. колл. Лаб. палеобот.; *5* — то же, ×3.



Таблица IV.

1 — *Excentrodendron* (?) *akkesenicum*, отп. 85 (рис. И. А. Ильинской); *2* — *Excentrodendron obconicum*, Центральный Китай, Acta Phytotaxonomica Sinica, 1956, V. 5, № 1, Pl. IV (sub nom. *Burretiodendron obconicum*); *3—5* — *Dimocarpus zaisanicus*, верхний эоцен, Аккезень, кол. 985: *3* — отп. 12; *4* — то же, ×3; *5* — отп. 13.



Таблица V.

1—5 — *Dimocarpus zaisanicus*, верхний эоцен, Аккезень, кол. 985: *1*, *2* — отп. 3 (рис. А. Л. Аверьяновой); *3* — то же, ×3; *4* — отп. 12, ×3; *5* — отп. 10А, ×3.

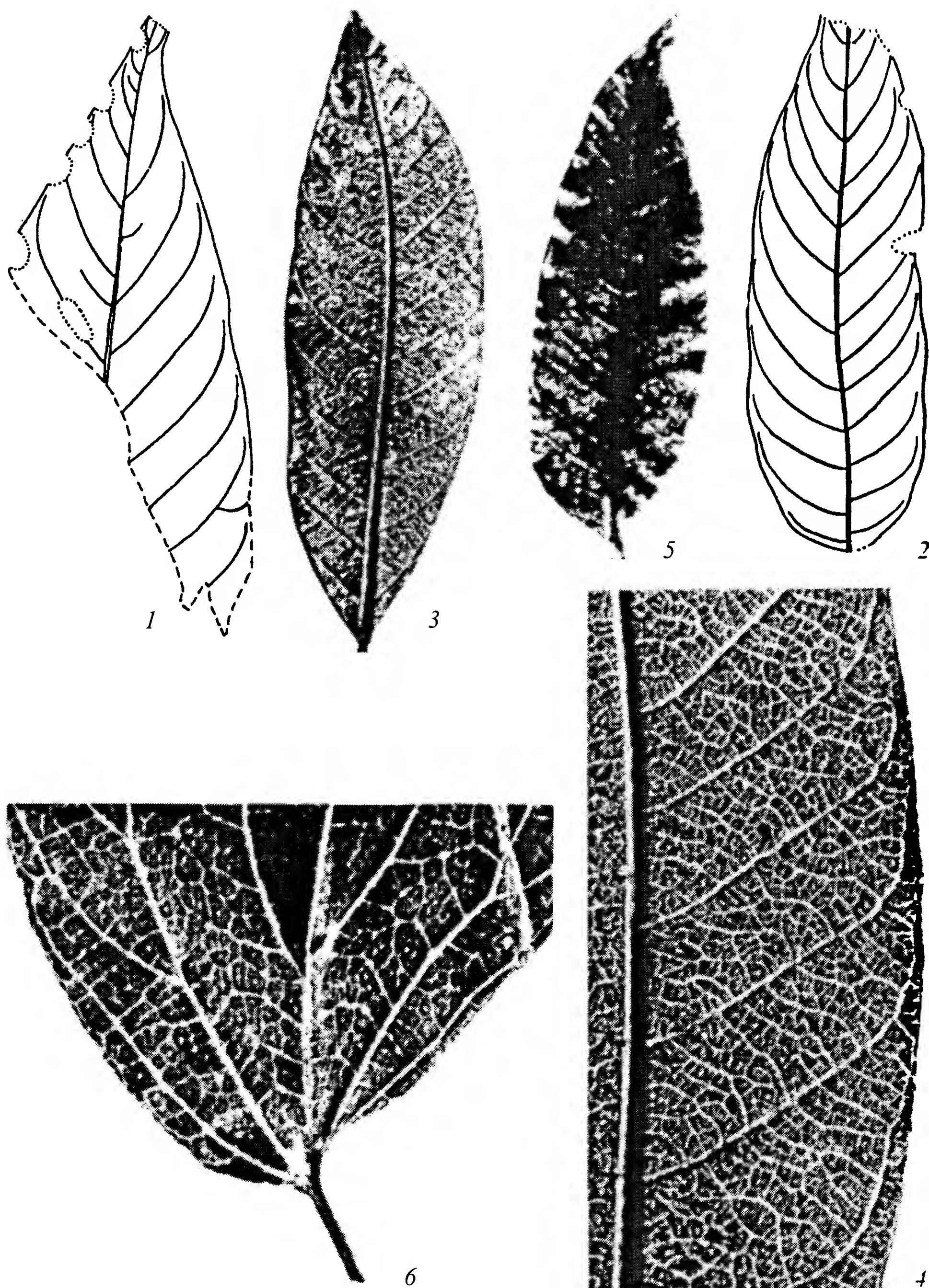


Таблица VI.

1, *2* — *Dimocarpus zaisanicus*, верхний эоцен, Аккезень, кол. 985, рис. А. Л. Аверьяновой (*1*), И. А. Ильинской (*2*): *1* — отп. 13; *2* — голотип, отп. 11; *3*—*5* — *D. longan*: *3* — Тайвань, Formosa, S. Jano, 1897; *4* — то же, ×3; *5* — Хайнань, Chim Fung Ling, S. K. Lau, № 3640, March 30 1934; *6* — *Celtis sinensis*, Япония, Mousashi, Oji, 27 Juni 1907, ×3.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 12)

Стр.

ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE FOSSILIS

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА». Т. 90. 2005 г.

Обзорные статьи

Оригинальные статьи

Сообщения

Систематические обзоры и новые таксоны

Флористические находки

Коллекции

Методика ботанических исследований

Охрана растительного мира

Числа хромосом

История науки

Юбилеи и даты

Потери науки

Критика и библиография

Хроника

В Русском ботаническом обществе

Письма в Редакцию

Опечатки и исправления в Ботаническом журнале

Год, том	№	Стр.	Строка	Напечатано	Следует читать
2004, 89	1	69	Рис. 4	Плиоцен 5—1.7 млн лет назад (под фрагментом *Б*)	Плейстоцен 1.7—0.01 млн лет назад (под фрагментом *Б*)
				Плейстоцен 1.7—0.01 млн лет назад (под фрагментом *В*)	Плиоцен 5—1.7 млн лет назад (под фрагментом *В*)

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2005. VOL. 90. N 12)

«Наука»

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2005. Т. 90. № 12)

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 12. 1801—1960.